QK 711
~~S 14~~
Sachs
RBR

Sachs, Julius v.

Gesammelte . . . . .

Leipzig, 1892-3

(2 vols.)

Vol. II:

MBL/WHOI
0 0301 0048257 6

QK
S14
v.2
Rarebooks
Room

GESAMMELTE ABHANDLUNGEN

ÜBER

PFLANZEN-PHYSIOLOGIE

VON

JULIUS von SACHS

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
LIBRARY
WOODS HOLE MASS.

ZWEITER BAND

ABHANDLUNG XXX BIS XLIII

VORWIEGEND ÜBER

WACHSTHUM, ZELLBILDUNG UND REIZBARKEIT

MIT 10 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 80 TEXTBILDERN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1893.

0272 (1)

Alle Rechte, besonders das der Uebersetzung, vorbehalten.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

Inhalts-Übersicht des zweiten Bandes.

Seite

Sechste Abtheilung: Ueber das Wachsthum von Sprossen und Wurzeln.

Abh. XXX: Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums der Internodien (Auxanometer) 677
Abh. XXXI: Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln 773
Abh. XXXII: Ueber das Wachsthum der Haupt- und Neben-Wurzeln (Fortsetzung) 864
Abh. XXXIII: Ueber die mechanischen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile 915

Siebente Abtheilung: Ueber die Tropismen als Reizwirkungen an wachsenden Pflanzentheilen.

Abh. XXXIV: Längenwachsthum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter sich aufwärts krümmender Sprosse 945
Abh. XXXV: Ueber Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel . . . 961
Abh. XXXVI: Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch feuchte Körper (Hydrotropismus) 971
Abh. XXXVII: Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsthums (Klinostat) 985
Abh. XXXVIII: Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile 1004

Achte Abtheilung: Beziehungen zwischen Zellbildung und Wachsthum.

Abh. XXXIX: Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen . . 1067
Abh. XL: Ueber Zellenanordnung und Wachsthum 1126
Abh. XLI: Energiden und Zellen 1150

Neunte Abtheilung: Ueber die causalen Beziehungen vegetabilischer Gestaltungen.

Abh. XLII: Stoff und Form der Pflanzenorgane 1159
Abh. XLIII: Stoff und Form der Pflanzenorgane (Fortsetzung) 1200
Zusatz zu XLIII: Kontinuität der embryonalen Substanz . . . 1230

28561

SECHSTE ABTHEILUNG.

ÜBER DAS

WACHSTHUM VON SPROSSEN

UND

WURZELN.

XXX.

Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums (Streckung) der Internodien.

1871.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts Würzburg 1872. Bd. II, p. 100.)

Hierzu die Tafeln I bis VII.

Der Einfluss, welchen die veränderliche Lufttemperatur und der periodische Wechsel von Tageslicht und nächtlicher Dunkelheit auf das Längenwachsthum der Internodien und Blätter geltend macht, nachdem dieselben aus dem Knospenzustand hervorgetreten sind, ist vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen; schon Christoph Jacob Trew publizirte 1727 lange fortgesetzte tägliche Messungen am Blüthenschaft von Agave americana in Verbindung mit Temperatur- und Wetterbeobachtungen; aber erst hundert Jahre später gaben Ernst Meyer (1827) und Mulder (1829) der Forschung in dieser Richtung einen neuen Anstoss, dem dann van der Hopp, de Vriese (1847, 1848) und Andere folgten; eingehender wurden die einschlägigen Fragen jedoch von Harting (1842), Caspary (1856), Rauwenhoff (1867) bearbeitet.

Zu einer definitiven Beantwortung oder auch nur zur Feststellung einer wirklich brauchbaren Methode führten diese übrigens mit Fleiss und Ausdauer angestellten Beobachtungen nicht; die sorgfältige Durchsicht derselben zeigt, dass kaum zwei Beobachter zu demselben Resultat kamen, und dass die Auffindung gesetzlicher Beziehungen des Längenwachsthums zur Temperatur und dem Licht sogar unmöglich war, da man sich einerseits die zu beantwortenden Fragen nicht klar und bestimmt genug stellte, anderseits die

---

[1]) Diese Abhandlung ist 16 Jahre älter als die vorausgehende (XI.). Dieser Anachronismus dürfte aber seine Erklärung darin finden, dass die Abhandlungen VIII bis XI ihrem Inhalt nach enger zusammenhängen.

hier einfliessenden Fehlerquellen und demnach die Schwierigkeiten der Beobachtung mehr oder weniger unbeachtet liess. Zwischen hinein erschien sogar noch eine Reihe von Mittheilungen, die einfach nur wiederholte Längenmessungen brachten, ohne die äusseren Umstände überhaupt oder genügend zu berücksichtigen, so dass man wohl ein Bild der fortwährenden Ungleichförmigkeit des Wachsthums in verschiedenen Tagen und Tageszeiten erhielt, ohne jedoch die Ursachen derselben verzeichnet zu finden; manche Beobachter beschränkten sich sogar darauf, den Unterschied des täglichen und nächtlichen Zuwachses konstatiren zu wollen, überlegten aber nicht, dass „Tag" und „Nacht" für die Pflanze verschiedene und sehr variable Komplikationen von Wachsthumsbedingungen bedeuten, und dass eine solche Fragestellung unmöglich zur Auffindung gesetzlicher Beziehungen führen kann, so lange man nicht die einzelnen Faktoren, welche in den Begriffen Tag und Nacht für die Pflanze enthalten sind, kennt; in diesem Sinne mehr oder weniger unbrauchbar für unseren Zweck sind z. B. die Mittheilungen von Seitz, Meyen, Martins, Duchartre.

Ich habe mich, wenn auch mit grossen Unterbrechungen, seit 1869 zunächst mit der Ausbildung genauerer Beobachtungsmethoden beschäftigt, und die zu beantwortenden Fragen besser zu sondern und klarzustellen gesucht[1]). Es wird die Darstellung dieser Bemühungen, sowie die Mittheilung einiger schon jetzt gesicherten Resultate der Gegenstand dieser Abhandlung sein. — Da ich selbst erst durch meine eigenen Arbeiten ein Urtheil über den wissenschaftlichen Werth und die Resultate der Beobachtungen meiner Vorgänger gewonnen habe und ich glaube, dass auch der Leser erst einen Standpunkt gewinnen möchte, von dem aus die früheren Arbeiten verwerthet werden können, so werde ich, abweichend von dem gewöhnlichen Verfahren, die Literatur erst am Schluss behandeln.

I. Vorläufige Betrachtungen über die zu bearbeitenden Fragen und die etwa zu erwartenden Resultate.

Mit wenigen Ausnahmen hat die Mehrzahl der Beobachter des Längenwachsthums Pflanzentheile ausgewählt, welche durch sehr beträchtliche Zuwachse in kurzen Zeiten sich auszeichnen; ganz besonders waren es die mächtigen Blüthenstämme der Agaven, die wegen ihres raschen Wachsthums wiederholt geradezu den äusseren Anlass zu derartigen Beobachtungen darboten; man war auf solche Objekte angewiesen, weil man sich begnügte, die Längenzuwachse einfach mit dem Maassstab zu messen, den man unmittelbar an die beobachteten Pflanzentheile anlegte. Wenn nun auch zu-

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Bot. II. Aufl., p. 632 und Verhandlungen der physik. med. Gesellsch. in Würzburg 4. Febr. 1871.

zugeben ist, dass bei rasch wachsenden Pflanzen auf diese Weise hinreichend genaue Messungen in ein- oder mehrstündigen Zeiträumen zu machen sind, so treten doch dabei andere Uebelstände auf, von denen ich nur zwei besonders hervorheben will; erstens sind nämlich Pflanzen, welche so schnell wachsen, dass man täglich auch nur vier bis sechs hinreichend genaue Messungen machen kann, selten zu haben; man ist dem Zufall preisgegeben und eine methodisch zusammenhängende Beobachtungsreihe ist kaum durchführbar; zweitens sind derartige Pflanzen (wie die Agaven, Musaceen, Victoria regia) meist von so beträchtlicher Grösse, dass man genöthigt ist, die Beobachtungen im Gewächshause oder gar unter freiem Himmel vorzunehmen, also unter Umständen, wo sie sehr grossen, unregelmässig wechselnden Schwankungen der Temperatur und des Lichts, der Luft- und Bodenfeuchtigkeit unterworfen sind, welche in angemessener Weise zu regeln und zu beherrschen der Beobachter ganz ausser Stande ist. Die Vergleichung der früheren Beobachtungen zeigt, dass diese Umstände wesentlich dazu beigetragen haben, die Resultate nicht nur verschiedener Forscher, sondern auch die desselben Beobachters verschieden und einander widersprechend ausfallen zu lassen.

Aus diesen Gründen hielt ich es für die nächste Aufgabe, ein Beobachtungsmethode zu finden, die es erlaubt, beliebige, auch langsam wachsende, kleine Pflanzen mit hinreichender Genauigkeit, womöglich stündlich zu messen. Geeignete Objekte, die sich der Aufgabe vollständig anschmiegen, sind auch in diesem Falle noch schwierig genug zu haben, aber doch durch vorsichtige Kultur in Töpfen zu beschaffen; besitzt man sie aber einmal, so kann man sie im Zimmer unter beliebig veränderten Bedingungen der Beobachtung unterwerfen.

Die Fragestellung im Einzelnen entspringt hier, wie bei allen experimentalen Untersuchungen, aus der Erwägung der bereits bekannten einschlägigen Erscheinungen, aus denen sich auf die möglicherweise zu erwartenden Resultate schliessen lässt.

Kommt es darauf an, den Gang des Längenwachsthums eines Pflanzentheils so kennen zu lernen, dass man nicht nur ein zusammenhängendes Bild desselben von Anfang bis zu Ende erhält, sondern auch die Wirkungen zu beurtheilen vermag, welche bestimmte Schwankungen der Temperatur, der Beleuchtung und der Feuchtigkeit hervorbringen, so ist es durchaus nöthig, die Zuwachse in kurzen, d. h. in ein-, zwei- oder dreistündigen Zeiträumen zu messen und zugleich zu wissen, wie der Gang des Wachsthums sich verhalten würde, wenn diese äusseren Ursachen sämmtlich konstant wären.

Dass in der Pflanze selbst Ursachen thätig sind, welche ganz unabhängig von dem Wechsel äusserer Bedingungen, das Längenwachsthum bald beschleunigen, bald retardiren, war ohnehin zu vermuthen und liess sich

zum Theil aus dem bisher Bekannten entnehmen. Schon Harting[1]) fand, dass die Hopfenstengel Anfangs langsam, dann immer rascher wachsen, ein Maximum der Geschwindigkeit erreichen und dann wieder immer langsamer wachsen, bis endlich das Wachsthum aufhört; auch Münter erkannte, obgleich seine zahlreichen Beobachtungen bei sehr schwankenden Temperaturen gemacht waren, diese Thatsache, die er mit den Worten ausdrückt[2]): „dass ausser dem täglichen, aus Exacerbation und Remission zusammengesetzten Rhythmus auch eine Zunahme, Höhe und Abnahme (incrementum, acme, decrementum) der Intensität des Wachsthums stattfindet. Die rhythmisch produzirten Längen nehmen anfangs zu, steigen zu einer gewissen Höhe und nehmen dann ab bis zum völligen Aufhören." Am bestimmtesten hat bisher Rauwenhoff (s. unter V) die Thatsache ausgesprochen, dass im Lauf einer Vegetationsperiode das Wachsthum der Stengel erst zunimmt, ein Maximum erreicht und dann langsam bis auf Null sinkt.

Meine[3]) bei sehr konstanten Temperaturen an Keimpflanzen gemachten Messungen hatten Zunahme, Maximum und Abnahme nicht nur für die Keimstengel, sondern auch für die Wurzeln ergeben, für welche wir kürzlich neue Bestätigungen durch Dr. Köppen[4]) erhalten haben. Aber nicht bloss ganze Stengel, Internodien und Wurzeln zeigen diese Zu- und Abnahme des Wachsthums aus innern, noch unbekannten Ursachen, sondern auch einzelne kurze Abschnitte eines Internodiums thun dasselbe; man kann dies schon aus einer sorgfältigen Betrachtung der Zahlen von Münter[5]) und Griesebach[6]), obwohl diese selbst es nicht hervorheben, entnehmen, deutlicher tritt diese Thatsache in unserer Tabelle 1 hervor; das dort als Beispiel gewählte, epikotyle Internodium von Phaseolus multiflorus wächst in basifugaler Richtung, d. h. jeder höher liegende Querschnitt beginnt und vollendet sein Wachsthum später, als jeder nächst untere; daher zeigen uns die tieferen Querzonen e, f, g, h, i des Internodiums auf der Tabelle nur noch die fortschreitende Abnahme (das Aufhören) des Wachsthums, die höheren k, l, m aber lassen noch die Zunahme, das Maximum und die Abnahme erkennen.

Ich werde im Folgenden, um eine wichtige Thatsache kurz bezeichnen zu können, die anfängliche Zunahme, Erreichung eines Maximums und endliche Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheils, unabhängig von äusseren Einflüssen, als die grosse Periode, oder auch im Hinblick auf die graphische Darstellung derselben (vergl. Tafel I und II)

---

1) Harting, Tijdschrift voor natuurlejke Geschiedenis en physiol. Deel IX en X 1842 und Bot. Zeitg. 1843, p. 100.

2) Münter, Botan. Zeitg. 1843, p. 125.

3) Sachs in Jahrb. für wiss. Botan. 1860. II. p. 344.

4) Köppen, „Wärme und Pflanzenwachsthum", eine Dissertation. Moskau 1870.

5) Münter, Linnaea 1841, Bd. 15, p. 209 nnd Botan. Zeitg. 1843.

6) Griesebach in Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte 1843, p. 267 ff.

als die grosse Kurve des Wachsthums bezeichnen[1]). Nach dem eben Mitgetheilten ist ersichtlich, dass jede Querscheibe eines Internodiums eine solche grosse Wachsthumsperiode besitzt, dass sich aus diesen die des ganzen Internodiums summirt und dass wahrscheinlich in ähnlicher Weise die grosse Periode der aufeinanderfolgenden Internodien entsteht.

Bietet nun die grosse Kurve des Wachsthums ein Beispiel dafür, wie die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheils unabhängig von äusseren Einflüssen, ja trotz derselben, sich gleichmässig ändert, so ist anderseits hervorzuheben, dass die starken Schwankungen der Längenzuwachse, welche man bei halbstündigen oder stündlichen Beobachtungen wahrnimmt, noch auf andere innere Ursachen hinweisen, welche ebenfalls unabhängig von äusseren Einflüssen, die Wachsthumsgeschwindigkeit mit bestimmen. Diese Erscheinung, die ich als „stossweise Aenderungen des Wachsthums" bezeichnen will, wurde schon von Caspary für das Blatt der Victoria regia[2]), dann von mir in meinem Lehrbuch der Botanik (II. Aufl. p. 631) angedeutet; sie lässt sich aus unseren Tabellen und Tafel V, VI, VII erkennen[3]).

Ich zweifle nicht, dass die Kenntniss der grossen Periode sowohl, wie die der stossweisen Aenderungen des Wachsthums später einmal für eine Theorie der Mechanik des Wachsthums von bedeutendem Nutzen sein wird; hier indessen habe ich beide Erscheinungen nur desshalb hervorgehoben, weil ihre Kenntniss durchaus nöthig ist, wenn man die Wirkungen äusserer Einflüsse auf das Längenwachsthum aufsucht und weil durch sie die experimentale Feststellung gesetzlicher Beziehungen auf das Aeusserste erschwert wird. Setzt man z. B. den Fall, man beobachte ein wachsendes Internodium bei konstanter Feuchtigkeit und Finsterniss, aber bei wechselnder Temperatur, so werden die in längeren Zeiten z. B. Tagen erhaltenen Verschiedenheiten der Zuwachse nicht ohne Weiteres als Funktionen der verschiedenen Temperaturen aufzufassen sein, da sich gleichzeitig die Phase der grossen Periode ändert; es kann kommen, dass der höheren Temperatur

---

1) Ich habe fast alle Zahlenreihen meiner Vorgänger betreffs des Längenwachsthums auf Koordinaten übertragen; auch dort tritt, ähnlich wie in meinen eigenen Beobachtungsreihen, die Existenz der grossen Kurve meist deutlich hervor.

2) Caspary, Flora 1856, p. 167 sub 3.

3) Ich habe übrigens zu bemerken, dass die stossweisen Aenderungen des Wachsthums um so weniger hervortreten, je weniger die äusseren Wachsthumsbedingungen variiren; bei meinen früheren Versuchen (1869) und später bei denen, welche Herr Reinke im hiesigen Laboratorium 1870 machte, waren die Pflanzen bei weitem nicht in dem Grade vor Luftzug, Licht und Temperaturwechsel geschützt, wie bei meinen 1871 durchgeführten Beobachtungen; es scheint, dass der häufige und rasche Wechsel der äusseren Verhältnisse Unregelmässigkeiten des Wachsthums bewirkt, die mit den äusseren Einflüssen dann nicht unmittelbar Hand in Hand gehen.

unterhalb des Optimums)[1]) ein geringerer stündlicher oder Tageszuwachs entspricht, weil sich das Internodium zu dieser Zeit in einem Zustand befindet, wo es überhaupt weniger wachsthumsfähig ist. Es liegt nun nahe, die Schwierigkeit dadurch zu vermeiden, dass man die Pflanze rasch nach einander verschiedenen Temperaturen aussetzt, um die Phasendifferenz der grossen Periode auf ein Minimum zu reduziren; allein die stossweisen Aenderungen des Wachsthums, welche ganz unregelmässig eintreten, können den Effekt bald steigern, bald vermindern, ohne dass man in der Lage wäre, zu entscheiden, wie viel auf Rechnung des Einen und des Anderen zu setzen ist. Ganz dieselben Schwierigkeiten werden sich bei konstanter Temperatur in Bezug auf die Wirkung variabler Beleuchtung oder Feuchtigkeit in kurzen Zeiträumen wiederholen.

Diese Verwickelung mit inneren Störungen da, wo es sich darum handelt, die Wirkungen äusserer Agentien auf das Wachsthum kennen zu lernen, macht es nicht nur nöthig, die Zahl der Beobachtungen ausserordentlich zu häufen, sondern sie bringt es auch mit sich, dass man nur selten im Stande ist, aus den stündlichen Zuwachszahlen direkt irgend eine gesetzliche Beziehung abzuleiten; um dies mit Sicherheit zu erreichen, ist es vielmehr nöthig, die Zahlenwerthe auf Koordinaten zu verzeichnen; die Kurven, richtig konstruirt, lassen dann gewöhnlich die ursächlichen Beziehungen klar hervortreten (Weiteres darüber vergl. unten).

Ziehen wir nun in Betracht, was sich betreffs der Wirkungen äusserer Bedingungen auf das Wachsthum etwa aus den bisher bekannten Erfahrungen vermuthen und feststellen lässt.

1. Feuchtigkeit der Umgebung; da es mir hier nicht darauf ankommt, die gesetzlichen Beziehungen zwischen dieser und dem Wachsthum zum Gegenstand eingehender Untersuchungen zu machen, so erwähne ich ihrer bloss, um darauf hinzuweisen, dass Aenderungen in der Feuchtigkeit der Umgebung den Gang des Wachsthums mitbestimmen und also als Fehlerquellen auftreten können, wenn man die Beziehungen von Temperatur und Licht zum Wachsthum untersucht. Von dem Wassergehalt der Luft hängt bekanntlich der Wasserverlust der Pflanze durch Transspiration ab, der Feuchtigkeitsgehalt des Bodens bedingt einen mehr oder minder raschen Ersatz dieses Verlustes mittels der Wurzeln; Verlust und Ersatz aber bestimmen zusammen den Turgor der Zellen[2]) und dass dieser eine der wichtigsten und unmittelbaren Ursachen des Wachsthums ist, darf mit Bestimmtheit behauptet werden, wenn auch direkt auf diesen Punkt gerichtete

[1]) Betreffs des Ausdrucks „Optimum“ vergl. p. 82 des vorliegenden Buches. Zusatz 1892.

[2]) Unter Turgor verstehe ich ausschliesslich den Grad der Spannung zwischen Zellsaft und Zellhaut oder in anderen Worten, die Grösse des Druckes, den der Zellsaft auf diese und umgekehrt diese auf jenen übt.

Untersuchungen noch kaum vorliegen. Indessen zeigt die tägliche Beobachtung an mikroskopischen Pflanzen, dass die Zellen derselben, so lange sie wachsen, stark turgesciren und man ist daran so gewöhnt, dass eine nicht turgescirende Zelle für krank, todt oder doch nicht für eine wachsende gehalten wird; ebenso zeigt die Erfahrung bei der Pflanzenkultur, dass das Wachsthum nur so lange oder doch nur dann kräftig stattfindet, wenn die wachsenden Theile turgesciren; werden wachsende Stengeltheile durch Verdunstung schlaff, welk, so verkürzen sie sich beträchtlich, wie die Messung zeigt. Theoretisch genommen entspricht es wenigstens meinen bisher gehegten Ansichten von dem Wachsthum, dass durch die Dehnung, welche die Zellhaut unter dem Druck des Zellsaftwassers erfährt, die Intussusception erleichtert, das Wachsthum beschleunigt wird.

Soll also durch die Feuchtigkeitsverhältnisse keine Störung im Gang des Wachsthums veranlasst werden, so hat man dafür zu sorgen, dass der Turgor der beobachteten Pflanze womöglich konstant bleibe; es wird dies am sichersten erzielt, wenn man die Beobachtungsbedingungen so einrichtet, dass die Verdunstungsfläche sehr klein, der Wassergehalt der Luft und des Bodens nahezu konstant ist. Diese Forderung lässt sich bei kleineren Pflanzen und im Zimmer genügend erfüllen, wie meine Untersuchungen zeigen, unmöglich ist dies dagegen im Freien und bei grossen Pflanzen; hier kann man zwar den Boden konstant feucht erhalten, aber nicht die die Pflanze umgebende Luft: bei dem sehr starken und oft plötzlichen Wechsel der psychrometischen Differenz in der umgebenden und bewegten Luft, wird die Pflanze umsoweniger im Stande sein, den Transspirationsverlust sofort und vollständig zu ersetzen, je grösser sie ist, je mehr Fläche ihre Blätter darbieten und je länger der Weg von den Wurzeln bis zu diesen ist; es liegen sogar Beobachtungen von de Vriese vor[1]), welche zeigen, dass bei allerdings mangelnder Bewurzelung einer Agave, der wachsende Blüthenstamm am Tage, bei gesteigerter Transpiration, sich wiederholt verkürzte, um bei abnehmender Temperatur und Beleuchtung, aber zunehmender Luftfeuchtigkeit sich wieder durch Wachsthum zu verlängern. So lehrreich an sich ein derartiges Vorkommniss ist, so sehr hat man sich doch davor zu hüten, wenn es darauf ankommt, den Einfluss der Temperatur und des Lichts auf das Wachsthum zu studiren.

2. Temperatur. Dass das Wachsthum erst dann beginnt, wenn eine gewisse niedere Temperatur (der spezifische Nullpunkt) überschritten wird, dass es um so mehr beschleunigt wird, je höher die Temperatur liegt, dass bei einer gewissen höheren Temperatur (Optimaltemperatur, zwischen 20 und 30° C.) ein Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit eintritt, während bei noch weiterer Steigerung der Temperatur die Zuwachse wieder abnehmen,

1) Vergl. unten den VII. Abschnitt.

habe ich früher[1]) für Keimpflanzen dargethan und Köppen hat dies in seiner erwähnten Arbeit bestätigt. Uebrigens hatte schon Harting (1842) ein derartiges Verhalten für die Hopfensprosse aus seinen Beobachtungen gefolgert, ohne jedoch zwingende Beweise dafür beizubringen.

Diese Thatsachen sind für die uns vorliegende Aufgabe nur insofern zu verwerthen, als man zunächst beachten muss, dass Temperaturen unterhalb des spezifischen Nullpunktes überhaupt keine Wirkung auf das Wachsthum üben, oder besser gesagt, dasselbe nicht in Aktion kommen lassen; und dass eine Erwärmung bis über die Optimaltemperatur schädlich wirkt. Da jedoch im natürlichen Verlauf der Dinge Temperaturen oberhalb des Optimums nur selten vorkommen, bei Experimenten aber vermieden werden können, so will ich im Folgenden ganz davon absehen und unter höheren Temperaturen nur solche unterhalb des Optimums, also günstigere verstehen. Dass selbst innerhalb dieser Grenzen eine einfache Beziehung zwischen Temperatur und Wachsthumsgeschwindigkeit nicht besteht, geht schon aus Hartings Forschungen hervor, wurde von mir (a. a. O.) für Keimpflanzen ausführlich nachgewiesen und ist schon desshalb einleuchtend, weil bei der Existenz der grossen Periode und der stossweisen Schwankungen des Wachsthums eine einfache Proportionalität zwischen Wachsthum und Temperatur undenkbar ist, sogar wenn es sich um einen und denselben Pflanzentheil zu verschiedenen Zeiten handelt. Es lässt sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse eben nur soviel sagen, dass vom spezifischen Nullpunkt ausgehend bis zum Optimum die Wachsthumsgeschwindigkeit um so grösser ist, je höher die einwirkende Temperatur liegt. Dies Alles gilt zunächst für konstante Temperaturen; von Dr. Köppen ist (a. a. O.) die Frage ventilirt und zum Theil bejahend beantwortet worden, ob die Schwankungen der Temperatur als solche eine Verlangsamung des Wachsthums bewirken. Ich enthalte mich hier einstweilen jedes Urtheils, da ich bei Mittheilung meiner Untersuchungen darauf zurückkomme.

Wenn man von der Wirkung der Temperatur auf das Wachsthum redet, so setzt man stillschweigend voraus, dass die durch das Thermometer angezeigte Temperatur auch wirklich in dem wachsenden Pflanzentheil vorhanden sei. Handelt es sich dabei um Wurzeln, welche in Erde wachsen und um ein zwischen derselben in die Erde gestecktes Thermometer, so ist die Annahme gewiss gerechtfertigt; nicht so, wenn man die Temperatur der Luft nach einem in der Luft aufgehängten Thermometer mit dem Wachsthum eines in der Luft befindlichen Pflanzentheils vergleicht. Da sowohl die Thermometerkugel wie der Pflanzentheil ihre Temperatur der Wärmeleitung und der Strahlung verdanken, diese aber bei beiden gewiss erheblich verschieden sind, so wird schon aus diesem Grunde nur selten der Fall ein-

[1]) Sachs in Jahrb. f. wiss. Botan. II. p. 338.

treten, dass die Temperatur des wachsenden Gewebes durch das daneben hängende Thermometer genau angegeben wird. Dazu kommt, dass in einer nicht ganz mit Wasserdampf gesättigten Luft, die Pflanze transpirirt und sich dabei abkühlt, was an dem trockenen Thermometer nicht stattfindet; anderseits ist es aber gewiss, dass ein nasses Thermometer durch die Verdunstung viel stärker abgekühlt wird, als die Pflanze, deren Verdunstung im Verhältniss zur Oberfläche und Masse viel geringer ist. Hat man daher nicht Gelegenheit, das Thermometer in das beobachtete Internodium selbst einzusenken, und das ist bisher nie geschehen, bei kleinen Pflanzen auch unmöglich, so giebt das Thermometer neben der Pflanze nur in sehr ungenügender Weise die Temperatur derselben an. Beobachtet man unter freiem Himmel, bei bewegter Luft und bei raschem Temperaturwechsel oder unter Verhältnissen, wo die beobachtete Pflanze direkt von der Sonne beschienen wird, so wird die Temperatur der Pflanze nicht selten eine von der des Thermometers sehr verschiedene sein; auch diese Fehlerquelle wird auf ein Minimum herabgedrückt, wenn man in einem Zimmer, bei ruhiger Luft, langsamer und geringer Temperaturschwankung und in diffusem Licht beobachtet. Weiter unten werde ich die Mittel angeben, die ich anwandte, um diesen Beobachtungsfehler möglichst unbeträchtlich zu machen.

Ganz abgesehen davon, dass unter Umständen die Temperatur eines wachsenden oberirdischen Pflanzentheils auch von der Temperatur des durch die Wurzeln aufgenommenen Wassers und durch Wärmeaustausch mit dem Boden verändert werden kann, ist der Einfluss des Bodens noch in anderer Beziehung von Gewicht. Unterliegt die Luft und mit ihr der oberirdische Pflanzentheil raschen und kräftigen Temperaturschwankungen, so machen sich diese nur langsam und in geringer Stärke im Boden und an den Wurzeln geltend; dadurch kann aber die Turgescenz der Pflanze verändert werden; ist z. B. der Boden sehr warm, so nehmen die Wurzeln viel Wasser auf und der Turgor steigert sich, wenn die Temperatur der Luft nicht hinreicht eine kräftige Verdunstung zu veranlassen (so ist es z. B. am Abend nach einem warmen Tage), umgekehrt wird der Turgor vermindert, wenn bei niederer Bodentemperatur die Wurzeln das Wasser langsam aufnehmen, während ein warmer Wind oder Sonnenschein die Blätter zu starker Transspiration anregen (so z. B. nach Sonnenaufgang nach einer kalten Nacht). Von den so bewirkten Aenderungen des Turgors aber wird die beobachtete Wachsthumgeschwindigkeit mit beeinflusst sein. — Bei Beobachtung im Freien werden auch diese Verhältnisse das Resultat betreffs der Temperaturwirkung, die man untersucht, bis zur Unkenntlichkeit entstellen können, und auch in diesem Sinne empfiehlt sich wieder die Beobachtung im Zimmer, bei ruhiger Luft, bei sehr langsamen und geringen Temperaturschwankungen, denen die Erde des Blumentopfes folgen kann; wenn auch unter solchen Verhältnissen die Temperatur derselben meist um

einige Grade tiefer liegt als die der Luft, so ist doch die Differenz gering und fast konstant, d. h. die als Kurven verzeichneten Temperaturen der Luft und der Erde (im Topf), laufen fast parallel über einander hin.

3) Licht. Der Einfluss des Lichts auf das Längenwachsthum ist insofern bekannt, als wir wissen, dass es bei allen positiv heliotropischen Pflanzentheilen durch das Licht um so mehr verlangsamt wird, je intensiver dieses ist, dass mit zunehmender Dunkelheit das Wachsthum beschleunigt wird, so lange es nicht an Baustoffen für das Wachsthum fehlt. — Leider haben wir noch keine brauchbare Methode, die so sehr wechselnden Lichtintensitäten so zu messen, dass die Messungen für die beobachtete Pflanze unmittelbare Geltung haben; Messungen der mit dem Auge wahrnehmbaren Helligkeit würden, auch wenn sie bequem ausführbar wären, etwas anderes darbieten, als das gesuchte Maass derjenigen Lichtstrahlen, welche das Längenwachsthum beeinflussen; diess sind nämlich, wie direkte Beobachtung und der Heliotropismus im farbigen Licht zeigt, die blauen, violetten und ultravioletten, also die unpassenderweise so genannten chemischen Strahlen, für welche Bunsen und Roscoe[1]) eine Messungsmethode ausgebildet haben, deren Handhabung für unsere Zwecke übrigens mit grossen Schwierigkeiten verbunden sein würde. Da sich aus den von ihnen gemachten Bestimmungen ergiebt, dass die „chemische Intensität" des Tageslichts im Allgemeinen von Sonnenaufgang bis Mittag rasch zunimmt, um von da bis Sonnenuntergang wieder ebenso rasch abzunehmen und da dies für den von mir verfolgten Zweck einstweilen hinreicht, so habe ich photochemische Messungen nicht vorgenommen.

4) Kombination der Wachsthumsbedingungen. Versuchen wir es nun, auf Grund der gemachten Erwägungen, uns eine Vorstellung von dem Gang des Wachsthums oder seiner graphischen Darstellung, der Wachsthumskurve, eines Internodiums zu machen, welches den wechselnden und verschiedenen Wachsthumsursachen zunächst in freier Luft ausgesetzt ist, so leuchtet sofort ein, dass die Wachsthumskurve die mannigfaltigsten Formen annehmen kann, je nachdem die verschiedenen Ursachen in gleichem oder entgegengesetztem Sinne wirken, je nachdem sich das wachsende Glied in dieser oder jener Phase seiner grossen Periode befindet. Um hier sogleich die oft aufgeworfene Frage zu behandeln, ob das Wachsthum nachts stärker oder schwächer sei, als am Tage, und ihren wahren Sinn klar zu legen, versuchen wir eine Analyse der durch die Worte Tag und Nacht bezeichneten Kombinationen von Wachsthumsursachen und ihren Wirkungen.

Gewöhnlich ist die mittlere Tagestemperatur höher als die mittlere Nachttemperatur, es müsste dem entsprechend das Wachsthum am Tage aus-

[1]) Pogg. Annalen CVIII.

giebiger sein als in der Nacht; das Tageslicht jedoch wirkt in entgegengesetztem Sinn und es wird darauf ankommen, ob die Intensität der wirksamen Strahlen hinreicht, die Temperaturwirkung aufzuheben; es wird sich der Erfolg auch wahrscheinlich nach der spezifischen Natur der Pflanze richten, denn es ist gewiss, dass manche Pflanzen für Licht empfindlicher sind, als andere. Auch ist am Tage die psychrometrische Differenz meist grösser als in der Nacht, die Transspiration also gesteigert und es kann leicht eintreffen, dass der Turgor am Tage geringer ist als nachts, wodurch das Wachsthum ebenfalls retardirt wird. Es könnte demnach der Fall eintreten, dass das Wachsthum am Tage, trotz der höheren Temperatur doch geringer wäre als in der Nacht und gewiss wird dies der Fall sein, wenn die Tagestemperatur der Nachttemperatur gleich oder geringer als diese ist. Ist dagegen der Temperaturüberschuss des Tages gegenüber der Nacht ein sehr beträchtlicher, so ist es wahrscheinlich, dass der Einfluss des Lichts und der Verdunstung doch überwogen wird, dass das Tageswachsthum ausgiebiger bleibt als das nächtliche, obgleich dieses durch die Dunkelheit und meist durch höheren Turgor gefördert wird. — Beachten wir ferner noch einige extreme Fälle, die hier möglich sind; es könnte sein, dass die Nachttemperatur höher wäre als die des folgenden Tages, dass zugleich Regenwetter in der Nacht die Turgescenz auf ein Maximum steigert, während am folgenden Tage bei beträchtlicher Helligkeit z. B. ein kalter Wind herrscht; in diesem Falle wird das nächtliche Wachsthum ausgiebiger sein müssen. Im zeitigen Frühjahr oder im Herbst kann es geschehen, dass die Luft nachts unter den spezifischen Temperatur-Nullpunkt der Pflanze sinkt, alsdann vermag die Feuchtigkeit und die Dunkelheit das Wachsthum nicht zu fördern, es tritt Stillstand ein und das Wachsthum erfolgt nur am Tage, wo die Temperatur sich hinreichend über den spezifischen Nullpunkt erhebt. — Denken wir uns ferner die äusseren Wachsthumsursachen so vertheilt, dass dieselben für sich allein, einen nicht allzubeträchtlichen Unterschied des Wachsthums am Tage und in der Nacht bewirken würden, so kann der Unterschied geradezu ausgeglichen, oder selbst umgekehrt werden, durch die verschiedene Wachsthumsfähigkeit der Pflanze zu verschiedenen Zeiten, z. B. durch den Einfluss der Phase der grossen Periode; hat ein beobachtetes Internodium z. B. nachts bei sonst ungünstigeren Bedingungen sein Maximum der Wachsthumfähigkeit (den Gipfel der grossen Kurve) erreicht, so kann bei sonst günstigeren Bedingungen am folgenden Tage das Wachsthum doch schwächer sein.

Diese und zahlreiche andere Kombinationen sind schon dann möglich, wenn man nur die mittleren Werthe von Tag und Nacht vergleicht. Noch grösser wird die Zahl der möglichen Fälle, wenn man sich ein Bild der Ereignisse nach stündlichen Beobachtungen zu machen sucht; denken wir uns die grosse Kurve des Wachsthums eines Internodiums verzeichnet, so

werden die stündlichen Aenderungen der Temperatur, die stündlichen Aenderungen der Lichtintensität und der psychrometrischen Differenz bald in diesem, bald in jenem Sinne den Verlauf der Kurve abändern; die bei konstanten äusseren Verhältnissen in Form eines einfachen Bogens auf- und absteigende Kurve wird sich in eine vielfach und verschieden ausgezackte Linie verwandeln, an deren Zacken man das tägliche und nächtliche Auf- und Abschwanken der Zuwachse mehr oder minder deutlich erkennt; die Grösse, Form und Lage dieser Zacken ist das jeweilige Resultat des Zusammenwirkens der Temperatur, Feuchtigkeit und des Lichts.

Diese Andeutungen werden genügen, um zu zeigen, wie wenig Sinn es hat, wenn manche Beobachter, ohne genaue Verfolgung der Wachsthumsursachen einfach feststellen wollen, in welchem Verhältniss das Nacht- und Tageswachsthum zu einander stehen; sie zeigen aber auch, wie schwierig, ja unmöglich es ist, den Einfluss jedes einzelnen mitwirkenden Faktors (der Temperatur, des Lichts, der Feuchtigkeit, der grossen Periode, der stossweisen Schwankungen) aus Beobachtungen erschliessen zu wollen, die man unter freiem Himmel oder in Gewächshäusern macht, wo sämmtliche Wachsthumsursachen beständigen und heftigen Schwankungen gleichzeitig unterworfen sind. Die Betrachtung der vorliegenden Literatur am Schluss dieser Abhandlung wird hinreichende Illustrationen für das eben Gesagte liefern.

Die Aufgabe ernster Forschung in dieser Richtung kann vielmehr nur die sein, die Wirkung jeder einzelnen Wachsthumsursache für sich ausführlich zu studiren, woraus sich dann der gewöhnliche und natürliche Verlauf der Erscheinungen genauer, als es bisher möglich war, analysiren, kombiniren und voraussagen lässt.

Ich habe, um einen ersten Schritt zur Erreichung dieses Zieles zu thun, zu bestimmen gesucht: 1. den Verlauf der grossen Periode einiger Internodien oder die Form der grossen Wachsthumskurve bei konstanten äusseren Wachsthumsbedingungen; 2. die Wirkungen schwacher langsamer und starker rascher Temperaturschwankungen auf den Gang der Zuwachskurve; wobei die Pflanzen in möglichst konstanter Finsterniss und bei möglichst konstantem Turgor erhalten wurden; 3. die Wirkungen des Wechsels von diffusem Tageslicht und nächtlicher Finsterniss bei möglichst schwachen Temperaturschwankungen, die sich hier leider nicht immer in erwünschter Weise nivelliren lassen.

Wenn die von mir erlangten Resultate trotz der vielen darauf verwendeten Zeit, doch nur als erste schwache Anfänge gelten können, so liegt die Schuld einerseits in dem Umstande, dass ich zunächst die Beobachtungsmethoden festzustellen, die Fehlerquellen zu studiren, und somit mir und meinen Nachfolgern den Weg zu ebnen hatte; anderseits liegt es in der Natur der Sache, dass jede Beobachtungsreihe mehrere, selbst viele Tage erfordert und dass zufällige Störungen leicht ganze Beobachtungsreihen unbrauchbar machen können. Nimmt man noch dazu, dass man es hier be-

ständig mit mehreren langen Zahlenreihen zu thun hat, die oft erst umgerechnet, in verschiedener Weise tabellirt und endlich in geeigneter Weise graphisch dargestellt werden müssen, wenn sie überhaupt ein klares und übersichtliches Bild der Ereignisse liefern sollen, beachtet man ferner, dass es nöthig ist, Monate lang zu bestimmten Tagesstunden pünktlich auf dem Platze zu sein, um die Ablesungen zu machen, so wird man zugeben, dass es sich hier um Beobachtungen handelt, welche die ganze Energie und Geduld des Beobachters herausfordern, und schliesslich doch nur ein unscheinbares Resultat liefern.

II. Apparate und Beobachtungsmethoden.

Die von mir benutzten Methoden zur Beobachtung des Längenwachsthums in kurzen Zeiträumen (fast immer Stunden) haben das Eine gemeinsam, dass ich nicht direkt mit dem an die Pflanze angelegten Zollstab messe, sondern am oberen Ende desjenigen Pflanzentheils, dessen Längenwachsthum beobachtet werden soll, einen dünnen Seidenfaden befestige, der über eine leichtbewegliche, sorgfältig abgedrehte hölzerne Rolle läuft und einen Zeiger in Bewegung setzt, durch welchen die Zuwachse unmittelbar oder in proportionalen Werthen angegeben werden. Es waren vorwiegend drei Formen von Apparaten, die ich angewendet habe und von denen ich den einfachsten als den „Zeiger am Faden", den zweiten als „Zeiger am Bogen", den brauchbarsten und komplizirtesten als das „selbstregistrirende Auxanometer" bezeichnen will.

1. Zeiger am Faden. Der an der Pflanze befestigte Faden wird senkrecht aufwärts über eine kleine, leichtbewegliche Rolle geführt, die sich ungefähr 30—40 cm über dem Befestigungspunkt des Fadens befindet. Das freie, von der Rolle herabhängende Fadenende wird mit einer Schlinge versehen, in welche ein Gewicht eingehängt wird; bei dünnen Internodien genügt ein Gewicht von 10—15 Gramm; bei dicken, festen und zu Nutationen geneigten Internodien nimmt man zweckmässig stärkere Gewichte, um Nutationskrümmungen unmöglich zu machen. An dem Gewicht ist eine feinspitzige Nähnadel so befestigt, dass ihre Spitze als Zeiger an der Millimetertheilung eines senkrechten Maassstabes[1]) hinabgleiten kann; zeigt die Theilung noch halbe Millimeter an, so gelingt es bei einiger Uebung auch Zehntelmillimeter mit ziemlicher Sicherheit zu schätzen, besonders wenn man bei

[1]) Bei diesen wie den im Folgenden angegebenen Messungen benutze ich die sogen. prismatischen Maassstäbe; sie sind aus hartem Holz in Form eines Lineals; eine zugeschärfte Kante trägt die Millimetertheilung, die andere zeigt Zolle und Linien.

dem Ablesen die Skala und die Nadelspitze mittels eines kleinen Spiegels beleuchtet. — Damit die Nadelspitze der Theilung anliege, ohne jedoch in ihrem Hinabsinken gehindert zu sein, dreht man das Gewicht am Faden 3—4 mal herum; nach dem Freilassen sucht sich die Torsion des Fadens auszugleichen und bewirkt so, dass der Zeiger mit geringer aber genügender Kraft der Theilung angedrükt wird.

Der hier, wie bei den folgenden Apparaten verwendete Faden ist immer dünner, fester Seidenzwirn, der vorher, um seine Oberfläche zu glätten, einige Male durch erweichtes Wachs und dann durch die Finger gezogen wurde.

Die Befestigung des Fadens an der Pflanze kann hier, wo das spannende Gewicht gering ist, einfach dadurch bewirkt werden, dass man einen S förmig gebogenen Silberdraht von etwa 0,4 mm Dicke in das Internodium einsticht und in die obere Krümmung die Schlinge des Fadens einhakt. — Bei den beiden folgenden Apparaten, wo der lange Zeiger sammt dem Gewicht an der Rolle eine grössere Spannung des Fadens bewirkt, ist es zweckmässiger, die Befestigung in folgender Weise herzustellen: man macht an einem Fadenstück von etwa 8 cm Länge beiderseits eine Schlinge, steckt die eine durch die andere und legt den Faden so um das obere Ende des Internodiums unmittelbar unter der Basis des obersten Blattes; mit Hilfe einer Pincette lässt sich diese Ligatur fest anlegen; die freie Schlinge dieses Fadenstückes wird in die untere Oese eines graden Silberdrahtstückes gehängt, dessen obere Oese das untere Ende des an der Rolle befestigten Fadens aufnimmt (Fig. 47 in *B*). Das Dickenwachsthum des Internodiums bewirkt, dass die Ligatur in eine Rinne eingeschlossen und so unverrückbar befestigt wird. — Es ist bei der Befestigung des Fadens besonders darauf zu achten, dass er nicht an der darüber liegenden Endknospe sich reibt, noch mehr, dass nicht im Verlauf des Versuchs neu sich entfaltende Blätter ihn seitwärts drücken; solche Blätter müssen vorher von der Knospe entfernt werden.

Es bedarf kaum der Erinnerung, dass die Pflanze, Rolle und der Zollstab während der Beobachtung unverrückbar feststehen müssen; um dies zu erreichen stelle ich den Blumentopf auf die rauhgeschliffene Seite einer Glasscheibe, die Rolle und der Zollstab werden in kleine eiserne Schraubstöcke befestigt, die in Ständern mit sehr schwerem Fussstück mit Stellschraube eingelassen sind; (über die zu vermeidenden Fehler dieses und der folgenden Apparate s. unten).

2) Der Zeiger am Bogen ist der in meinem Lehrbuch der Botanik (II. Aufl. 1870, p. 632 in Fig. 444) abgebildete Apparat; ich verweise auf die dort gegebene Beschreibung mit der Bemerkung, dass es unter Umständen bequemer ist, das spannende Gewicht sogleich an der ersten Rolle und zwar (in der Fig.) links auf der Seite des Zeigers zu befestigen, der dann bei fortschreitendem Wachsthum sich senkt, statt wie dort emporzusteigen.

3. Das selbstregistrirende Auxanometer[1]) ist der in Fig. 47 dargestellte Apparat; er besteht aus den beiden Haupttheilen *A* und *C*, von

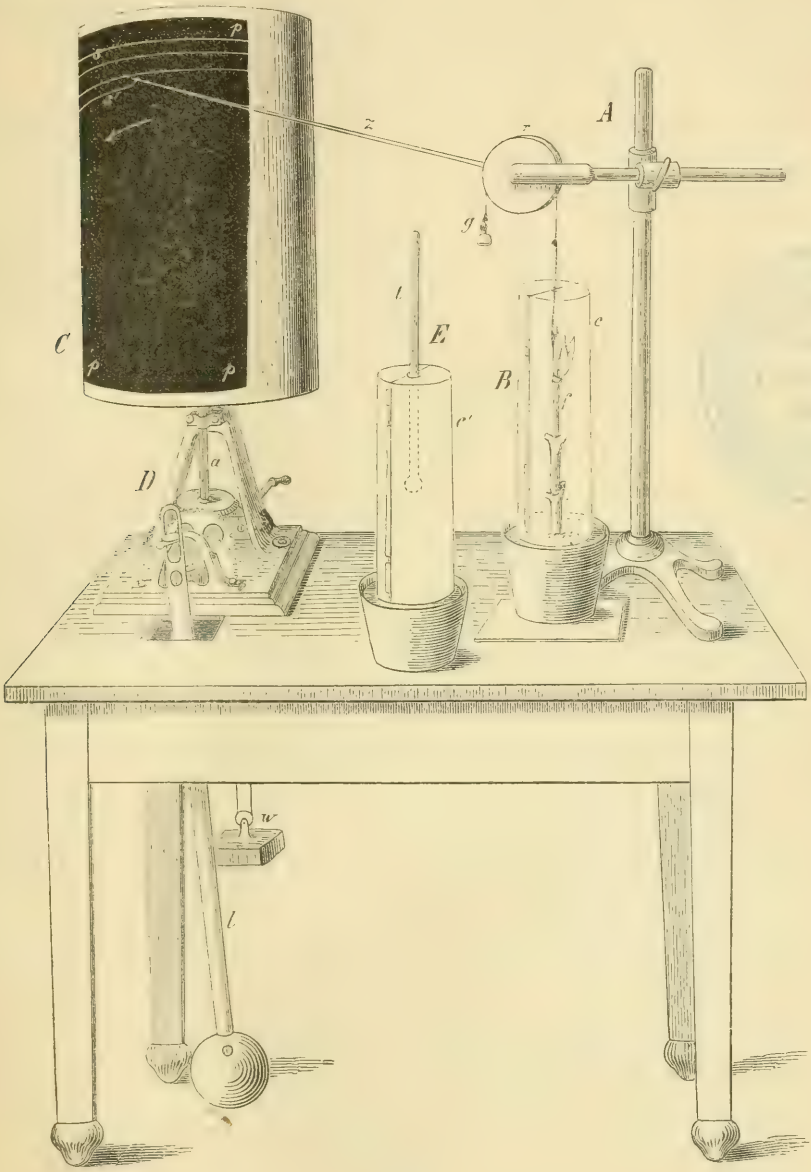


Fig. 47.

1) Griesebach hat in seiner oben cit. Abhandlung das zur Markirung der Internodien benutzte Zahnrädchen bereits Auxanometer genannt, das diesen Namen wohl kaum verdienen dürfte: da mein Apparat nicht füglich anders genannt werden

denen der erste eine einfachere Form des „Zeigers am Bogen", der andere durch ein Uhrwerk (*D*) langsam rotirender Cylinder (*C*) ist, der ein berusstes Papier *pppp* trägt, an welchem die Zeigerspitze (*s'*) anliegt und so ihren jeweiligen Stand durch eine weisse Linie *s* markirt. Die Drehungszeit des Cylinders lässt sich durch Verschiebung des Gewichts am Pendel (*l*) des Uhrwerks reguliren; ich habe bei allen meinen Versuchen eine solche Pendellänge benutzt, dass der Cylinder gerade in einer Stunde eine volle Umdrehung machte. Da sich der Apparat bei einer viermonatlichen, ununterbrochenen Benutzung durchaus zweckmässig erwiesen hat, so lasse ich eine ausführliche Beschreibung folgen.

Der Eisenstab des Ständers *A*, welcher auf einem schweren eisernen Dreifuss ruht, trägt den auf- und abwärts, sowie horizontal verschiebbaren Eisenstab, an welchem die Rolle *r* befestigt ist.

Die Rolle besteht aus sehr festem, dichtem Holz (Pockholz von Guajacum officinale); ihre Rinne ist sorgfältig abgedreht, die Axe genau centrirt, in ihrem Lager mit Stahlspitzen sehr leicht beweglich. In der Rinne ist (oben an der Figur) ein kurzer Eisenstift radial eingesetzt, an welchem einerseits (rechts) der an den Pflanze *f* befestigte Faden, anderseits (links) derdas Gewicht *g* tragende Faden eingehängt ist. — Neben der Rinne und ungefähr um 90^0 von dem vorigen entfernt, ist ein zweiter langer Eisenstift (eine starke Stricknadel) in genau radicaler Richtung eingelassen, auf den ein gerader dünner Strohhalm *z* (am besten von Molinia coerulea) aufgeschoben und befestigt ist; das dünnere Ende des Halms trägt eine schief durchgesteckte und mit Siegellak eingeschmolzene Nadel, welche auf dem Papier schreibt; unter Zeigerspitze verstehe ich im Folgenden die Spitze dieser Nadel, unter Zeigerlänge die Entfernung derselben vom Centrum der Rolle. Ueber die richtige Wahl des Verhältnisses zwischen Zeigerlänge und Rollenradius s. u.

Der rotirende Cylinder *C* besteht aus starkem Zinkblech; er hat einen Durchmesser von 29, eine Höhe von 44 cm. Seine untere Oeffnung ist von einem festen eisernen Kreuz überspannt, in dessen Kreuzungspunkt sich ein 10 cm hohe, sehr solide, konische Hülse befindet, die sich auf das konische Ende der senkrechten Achse *a* aufschieben und leicht wieder abheben lässt.

kann, so mag er denselben Namen tragen; zur Unterscheidung wird der Zusatz „selbstregistrirend" genügen. Eine unvollkommenere Form dieses Apparates, wo das Uhrwerk durch ein zu Centrifugalversuchen bestimmtes Laufwerk ersetzt war, habe ich 1869 und 1870 benutzt und bereits in den Verhandl. der physik. mediz. Ges. in Würzburg am 4. Febr. 1871 beschrieben. Bei den hier mitgetheilten Versuchen habe ich mich ausschliesslich des neuen Apparates mit dem Uhrwerk bedient. — Das Uhrwerk ist von Prof. Hess an der hiesigen Gewerbeschule konstruirt. — Eine gewisse Aehnlichkeit meines Apparates mit dem bekannten Kymographion wird jeder sogleich bemerken; in der That war es dieses sinnreiche Instrument, welches mich zur Konstruktion meines Apparates veranlasste.

Die senkrechte Achse *a* und mit ihr der Cylinder wird durch das Uhrwerk *D* gedreht: dieses ist auf einer Eisenplatte befestigt, mittels derselben und einer Holzunterlage in die Tischplatte eingeschraubt; vorn hängt das Pendel durch eine Oeffnung in der Tischplatte herab, hinten ist die Kurbel zum Aufziehen des 2 Kilo schweren Gewichts *w*, dessen Fallhöhe von der Höhe des Tisches abhängt; bei meinem Apparat beträgt sie nur ungefähr 70 cm; trotzdem läuft das Uhrwerk ungefähr 22 Stunden.

Die Hülse, mittels deren der Cylinder auf der rotirenden Achse ruht, befindet sich nicht genau in seiner Mitte, sondern etwas seitwärts gerückt; die Rotationsaxe fällt also neben die Achse des rotirenden Cylinders; die Excentricität beträgt 1 cm; der längste Arm des Kreuzes ist 15, der kürzeste 14 cm lang, die beiden anderen messen etwas weniger als 14,5 cm. Durch diese Einrichtung wird erzielt, dass die Zeigerspitze den Cylinder nur während kürzerer Zeit und an der Stelle, wo sich das berusste Papier befindet, berührt, während sie in der übrigen Zeit jeder Umdrehung frei schwebt; bei jeder neuen Umdrehung beginnt die Berührung erst schwach, wird immer stärker, dann wieder schwächer. Fiele die Drehungsachse mit der Cylinderachse zusammen, so würde die Zeigerspitze den Cylinder beständig berühren (auf ihm eine zusammenhängende abwärts laufende Schraubenlinie beschreiben); es könnte dadurch leicht die Spannung des Fadens an der Pflanze verändert und eine Tendenz des Zeigers, sich horizontal zu stellen, durch die beständige Reibung erzeugt werden; beides wird durch die Excentricität vermieden.

Bevor nun der Apparat in Gang gesetzt wird, nimmt man den Cylinder ab, um das Papier aufzukleben; ich verwende dazu das auf einer Seite geglättete Glacépapier, in Stücken von ungefähr 40 cm Höhe und 30 cm Breite. Das Papier wird mit der glatten Seite nach unten auf den Tisch gelegt, die rauhe Seite mit einem mässig feuchten Schwamm gleichmässig überstrichen, die beiden langen Ränder mit Gummilösung überzogen; so bleibt das Papier liegen, während man den Cylinder so darüber hinrollt, dass die Mitte des Papiers auf die Seite zu liegen kommt, welche dem längsten Radius des Kreuzes entspricht. Das Papier bleibt von selbst kleben, man streicht die Ränder glatt und stellt den Cylinder frei hin, am besten in den Sonnenschein, wo binnen 10—15 Minuten das Papier trocken und vollkommen straff gespannt ist, ohne irgend eine Falte zu zeigen. Ist dies erfolgt, so führt man den Cylinder in horizontaler Richtung über einer grossen, breiten Terpentinölflamme langsam so hin und her, bis das Papier überall gleichmässig mit Russ bedeckt ist.

Hat man den so vorbereiteten Cylinder auf das Uhrwerk gesetzt, so stellt man die Rolle, an der der Faden bereits befestigt ist, so hoch, dass die Zeigerspitze unter den oberen Rand des Papiers zu liegen kommt. Man giebt dem Cylinder vorher am besten eine solche Stellung, dass die Zeigerspitze neben das Papier (bezüglich der Drehung vor den vorderen Rand

desselben) fällt und durch eine seitliche Drehung des Ständers A rückt man diese nun so, dass sie den Cylinder leise berührt. Erst jetzt setzt man das Pendel des Uhrwerks in Gang; die Zeigerspitze kratzt auf dem berussten Papier eine fast horizontale, weisse Linie, schwebt dann frei; bei Beginn der zweiten Drehung hat die Zeigerspitze vermöge des Wachsthums der Pflanze bereits eine tiefere Stellung angenommen, sie schreibt jetzt eine zweite horizontale Linie u. s. w.; so geht es Tag und Nacht fort bis die Zeigerspitze den unteren Rand des Papiers erreicht, auf welchem man nun eine Anzahl von horizontalen Linien verzeichnet findet, aus deren Entfernungen die stündlichen Zuwachse zu entnehmen sind. Bevor man nun den Cylinder abhebt, stellt man das Uhrwerk, dreht den Cylinder so, dass die Zeigerspitze ungefähr die senkrechte Mittellinie des Papiers trifft und indem man den Finger unter die Mitte des Halms legt, hebt man diesen aufwärts, wobei die Zeigerspitze einen Kreisbogen auf dem Papier beschreibt. Diese Linie giebt den wahren Weg an, den der Zeiger während der ganzen Zeit beschrieben hat; der Bogen schneidet die horizontal-geschriebenen Linien unter verschiedenen Winkeln und die zwischen ihnen liegenden Bogenstücke sind es, welche gemessen werden müssen, diese Bogenstücke sind den Zuwachsen proportional, welche in den Zwischenzeiten, also nach Obigem in je einer Stunde stattgefunden haben. Man hebt nun den Cylinder ab, stellt ihn aufrecht hin, schneidet rechts und links die aufgeklebten Ränder ab und zieht das Papier durch eine Auflösung von Colophonium in Alkohol, worauf es zum Trocknen aufgehängt wird. Ist es trocken, so schreibt man mit einer Messerspitze die nöthigen Bemerkungen auf, setzt an jede Horinzontallinie die Bezeichnung der Stunde, in welcher sie geschrieben wurde u. s. w. — Unterdessen hat man den Cylinder gereinigt, ein neues Papier aufgezogen und den Apparat neu in Gang gesetzt; es lässt sich leicht so einrichten, dass die erste Linie auf dem neuen Papier gerade um eine Stunde später als die letzte des ersten Papiers geschrieben wird; in der ganzen Beobachtungsreihe fehlt dann nur die eine Stunde, für welche man den Mittelwerth der vor- und nachhergehenden Stunde in die Tabelle einsetzen kann.

Fig. 48 zeigt das Facsimile eines kleinen Stückes von einem berussten und vom Zeiger beschriebenen Papier; die Horizontallinien sind vom Zeiger während der Drehung des Cylinders geschrieben, die aufrechte Bogenlinie am Ende des Versuchs durch Hebung des Zeigers hervorgebracht; die Pfeile geben die Drehungsrichtung des Cylinders an. Die Zahlen bedeuten die Stunden der daneben geschriebenen Tageszeiten.

Bevor ich auf die Messung der Zuwachse eingehe, mögen hier noch einige Bemerkungen über die zweckmässige Wahl der Zeigerlänge Platz finden.

Wächst die Pflanze unterhalb des Befestigungspunktes des Fadens, z. B. um ein Mill. während einer Umdrehung des Cylinders, so wird ein ebensolanges Fadenstück auf der Rolle aufgewickelt und indem diese sich

entsprechend dreht, sinkt die Zeigerspitze; der Bogen, den diese dabei beschreibt, ist nun n mm lang, wenn der Zeiger n mal so lang ist, als der Radius der Rolle. Es könnte nun scheinen, als ob die Beobachtungen um so genauer würden, je grösser man dieses Verhältniss n, welches ich einfach die Vergrösserung der Zuwachse nennen will, wählt. Das ist aber keineswegs der Fall, denn mit der Vergrösserung treten auch die Fehler des Apparates stärker hervor. Wollte man die Vergrösserung dadurch steigern, dass man bei nicht allzulangem Zeiger die Rolle möglichst klein nimmt, so würde eine etwaige Excentricität der Rolle sehr in's Gewicht fallen, die Unebenheiten des Fadens würden sich stärker als auf einer grossen Rolle geltend machen, auch würde ein Zuwachs der Pflanze um wenige Millimeter eine so starke Senkung des Zeigers bewirken, dass man das Papier sehr häufig wechseln müsste; wollte man dagegen bei beträchtlicher Grösse der Rolle die Vergrösserung dadurch sehr bedeutend steigern, dass man dem Zeiger eine sehr grosse Länge giebt, so würde das Gewicht desselben sofort Schwierigkeiten bereiten, er würde bei der nöthigen Dünne sehr labil werden,

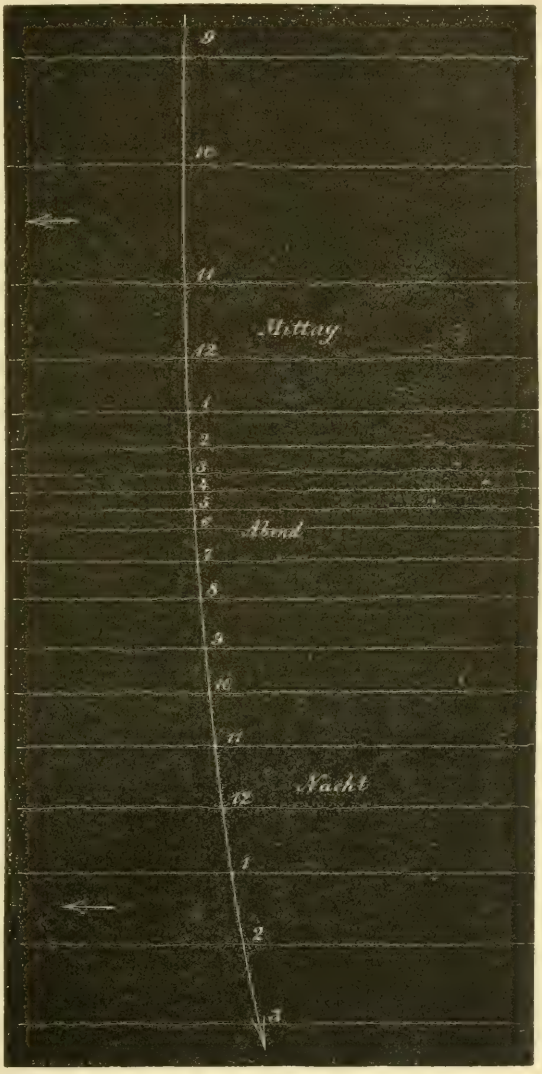


Fig. 48.

und auch hier hätte eine allzustarke Vergrösserung den Nachtheil, dass man das Papier zu oft wechseln müsste. — Maassgebend für die Wahl der Vergrösserung ist vielmehr, dass die stündlich geschriebenen Linien weit genug von einander abstehen, damit die Messungsfehler hierbei unschädlich werden;

dazu genügt, dass die Bogenstücke zwischen ihnen 4—6 mm lang sind; ferner ist maassgebend, dass der Zeiger eine solche Länge habe, dass der von seiner Spitze beschriebene Bogen auf dem Papier in einem geeigneten Verhältniss zum Krümmungsradius des Cylinders stehe; da der Zeiger nämlich sich in einer senkrechten Ebene bewegt, aber auf einer senkrechten Cylinderoberfläche schreibt, so würde bei zu geringer Länge des Zeigers das Schreiben bald aufhören, wenn er einen zu grossen Winkel mit der Vertikale zu machen beginnt. Auch ist eine beträchtliche Länge des Zeigers deshalb wünschenswerth, damit die Bogenstücke zwischen den Zuwachslinien als gerade Linien gemessen werden können. Um nun den Zeiger ziemlich lang zu machen, ohne dass die Vergrösserung zu bedeutend wird, muss auch die Rolle eine hinreichende Grösse haben, was übrigens auch andere Vortheile mit sich bringt. Die Wahl der Vergrösserung müsste sich natürlich auch nach der Geschwindigkeit des Wachsthums richten; so lange man es indessen mit Pflanzen zu thun hat, die in der Stunde um höchstens 1 bis 2 mm wachsen, kommt man mit der Einrichtung aus, die ich für meine sämmtlichen unten mitgetheilten Beobachtungen benutzt habe; die Zeigerlänge beträgt nämlich nahezu 60 cm, der Rollenradius (d. h. in der Rinne gemessen) nahezu 5 cm; wonach also die Vergrösserung, wie auch direkte Messung zeigt, eine 12fache ist.

Obwohl es im Allgemeinen ziemlich gleichgiltig ist, die Vergrösserung genau zu kennen, da man für Beantwortung der meisten Fragen nur die Verhältnisszahlen der Zuwachse zu kennen braucht, kann es doch der Kontrolle wegen erwünscht sein, die Vergrösserung genau zu bestimmen. Es ist das sehr einfach, wenn man den Radius der Rolle vom Centrum bis zum tiefsten Theil der Rinne genau messen kann, da dann der Quotient des Radius in die Zeigerlänge die Vergrösserung darstellt; allein diese Messung ist bei grösseren Rollen nicht leicht, und genau genommen muss die halbe Dicke des Fadens dem Rollenradius zugerechnet werden und auch diese Fadendicke ist nicht leicht zu bestimmen. Es ist daher zweckmässig, die Vergrösserung direkt zu bestimmen, was sich in folgender Weise erreichen lässt.

Statt des Blumentopfs mit der Pflanze stellt man unter die Rolle einen schweren Ständer, der einen kleinen Schraubstock trägt; in diesen spannt man einen Millimeterstab, an welchem der Faden befestigt ist. Nachdem die Zeigerspitze an das berusste Papier des Cylinders angelegt und zur Ruhe gekommen ist, hebt man den Millimeterstab in dem geöffneten Schraubstok um genau 1 cm und schraubt fest. Dasselbe Verfahren wiederholt man an verschiedenen Stellen des berussten Papiers mehrfach; die mittlere Länge der so erhaltenen Bogen ist n cm. Theilt man nun den Bogen mittels des Zirkels in 10 gleiche Theile, so entspricht jeder einem Millimeter des Maasstabs u. s. w. und man kann den so getheilten Bogen dazu benutzen, auf

dem schwarzen fixirten Papier die Zuwachse unmittelbar in Millimetern abzulesen.

Die Messung der Zuwachse kann mittels des soeben beschriebenen getheilten Bogens auf Papier direkt geschehen, indem man denselben an die mit dem Zeiger geschlagene Bogenlinie anlegt und die Bogenlängen zwischen den parallelen von der Zeigerspitze gezeichneten Linien abliest. Ich habe es jedoch vorgezogen, die Bogenstücke zwischen den Zuwachslinien unmittelbar mit dem Millimeterlineal zu messen: so lange dieselben nur 15—20 mm lang sind, können sie bei der Länge meines Zeigers ohne irgend erheblichen Fehler als gerade Linien betrachtet und als solche gemessen werden; in den Tabellen ist dies durch die Ueberschrift „Zuwachse in Millimetern am Bogen" angedeutet. — Der Vollständigkeit wegen sei noch auf eine kleine Ungenauigkeit hingewiesen, die darin liegt, dass man die Zuwachse direkt auf dem mit dem Zeiger beschriebenen Bogen misst. Offenbar fallen die Durchschnittspunkte desselben mit den Zuwachslinien nicht auf die Stellen, die genau einer ganzen Umdrehung entsprechen. Da jedoch von einer zur andern Linie die seitliche Stellungsänderung der Zeigerspitze am Cylinder eine nur unbeträchtliche im Vergleich zum Umfang des Cylinders ist, so lange die Zuwachse selbst 1—2 mm pro Stunde nicht überschreiten, so kann der so entstehende Messungsfehler bei Zuwachsen unter 2 mm pro Stunde unbedenklich vernachlässigt werden, zumal wenn man den Zeiger jedesmal am Anfang des Versuchs so stellt, dass er im Laufe desselben einen Winkel von höchstens 25—30° mit dem Horizont zu erreichen im Stande ist, was durch Einschiebung verschieden langer Drahtstücke am Faden erreicht werden kann; gerade mit Rücksicht auf diese Verhältnisse ist es nöthig, dass der Zeiger eine beträchtliche Länge ohne zu starke Vergrösserung der Zuwachse habe[1]).

Fehlerquellen. Vorausgesetzt, dass die Aufstellung der genannten Apparate sorgfältig geschehen, die Rollen gut abgedreht und centrirt, die Fäden richtig befestigt sind, so bleiben dennoch manche Bedenken gegen die Genauigkeit ihrer Angaben zu beseitigen. Diese Bedenken beziehen sich z. Th. auf Veränderungen an den Apparaten selbst, z. Th. auf Veränderungen an den beobachteten Pflanzen, durch welche die als Zuwachse bezeichneten Grössen mit beeinflusst sein können.

---

[1]) Ich habe später ein Sphaerometer herstellen lassen, welches statt der zu beobachtenden Pflanze mittels des über die Rolle gehenden Fadens an das Auxanometer befestigt wird. Auf diese Art können die kleinsten Zuwachse der Pflanze durch das Sphaerometer nachgeahmt und an dem berussten Papier gemessen werden. Ich fand dabei, dass die Genauigkeit meines Auxanometers sogar grösser ist, als für den Zweck der Untersuchung nöthig wäre, womit die Ausstellungen eines superklugen Recensenten widerlegt sein mögen. Zusatz 1892.

A. Durch den Apparat bedingte Fehler. a) Fehler, welche an allen drei Apparaten vorkommen, können entspringen aus der Dehnbarkeit und Hygroskopicität des Fadens, aus der Volumenänderung des Bodens im Blumentopf bei Veränderung seines Wassergehaltes. Die durch Wärmeausdehnung etwa bedingten Veränderungen können im Voraus als ganz unerheblich unbeachtet bleiben.

Da die durch die Dehnbarkeit und Elasticität des Fadens bedingten Längenänderungen der Fadenlänge proportional sind, so kommt es vor Allem darauf an, diese so viel als möglich zu vermindern; es lässt sich diess am einfachsten durch Einschaltung von Drahtstücken thun, die oben und unten scharf umgekrümmt sind; bei dem Zeiger am Faden kann so die Fadenlänge auf 20—30 cm, bei den beiden anderen Apparaten auf 10—12 cm verkürzt werden. Um den aus der Dehnbarkeit des Fadens entspringenden Fehler zu beseitigen, genügt es, den Faden vor der Benutzung an dem Apparat unter derselben Spannung, die er später haben soll, längere Zeit hängen zu lassen und dann immer denselben Faden zu benutzen. Die Ausgiebigkeit der hygroskopischen Störungen eines solchen Fadens lässt sich mit Hilfe des Auxanometers leicht prüfen, indem man ihn statt an einer Pflanze, in einem Schraubstock befestigt. So fand ich bei der von mir benutzten Einrichtung, dass die Zeigerspitze bei 24 Umdrehungen eine einzige Linie auf dem berussten Papier hinterliess, die allerdings ungefähr 1 mm Breite hatte; dabei wechselte die Temperatur und die Luftfeuchtigkeit in weiteren Grenzen, als bei den meisten Versuchsreihen mit Pflanzen. Es kommt somit auf eine Umdrehung ein durchschnittlicher Fehler von 0,04 mm, was schon bei der Ablesung der multiplicirten Werthe des zweiten und dritten Apparates ausserhalb der Messbarkeit liegt und bei den direkten Zuwachsangaben des Zeigers am Faden gar nicht mehr in Betracht kommt, da dort der Fehler noch mit 12 zu dividiren wäre.

Viel grösser sind die Fehler, welche durch Zusammenziehung und Ausdehnung der Erde im Blumentopf entstehen können. Vor Allem ist es nöthig, dass man nur solche Pflanzen zum Versuch verwendet, die bereits Wochen oder Monate lang in demselben Blumentopf gewachsen sind, bei denen sich ein Gleichgewichtszustand der Erde hergestellt hat. Ist dies geschehen, so kann man die Erde im Topf als unbeweglich betrachten, wenn man sie durch tägliches Giessen vor dem Versuch beständig feucht erhält. Um eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie gross die Fehler sein können, welche durch starkes Austrocknen und nachträgliche Befeuchtung des Bodens verursacht werden, machte ich folgenden Versuch am Auxanometer. Ein Blumentopf von 15 cm Höhe und 16 cm Weite, d. h. von der mittleren Grösse derer, in denen die beobachteten Pflanzen standen, enthielt seit 4 Monaten den Wurzelstock einer Dahlia; die Erde war seit 14 Tagen nicht mehr gegossen worden und beträchtlich ausgetrocknet. Der Stumpf des vorjährigen,

völlig verholzten Stammes ragte 3 cm über die Erde hervor; an ihm wurde der Faden des Auxanometers mittels eines starken Drahthakens befestigt; die noch frischen Seitensprosse wurden entfernt. Bei den beiden ersten Umdrehungen fielen die vom Zeiger gezeichneten Linien fast genau auf einander; dann wurde die Erde begossen, so dass das Wasser reichlich unten herauslief (der Topf stand wie immer auf einer Glasplatte); der nächste Zeigerstrich fiel nun um 0,5 mm tiefer, der folgende um 3 mm, der dritte um 2,5 mm, der vierte um 1,5 mm, der fünfte um 1,5 mm unter den je vorhergehenden; ein Zeichen, dass sich der Befestigungspunkt des Fadens um den 12. Th. dieser Werthe gehoben hatte. Die 17 folgenden Linien fielen sämmtlich unter einander und nahmen auf dem Papier eine Breite von 10 mm ein, indem ihre Entfernungen immer kleiner wurden; am folgenden Tage wurde abermals begossen, (nachdem der Zeiger tiefer gestellt war) und in der ersten Stunde fiel die Zeigerspitze um 1,2 mm, in den sieben folgenden Stunden noch um 5,5 mm; die folgenden 14 Linien nahmen 3,3 mm Breite ein; als dann nochmals gegossen wurde, nahmen die folgenden 24 Striche unter einander fallend 3,5 mm Breite ein; nach abermaligem Giessen fielen die folgenden 22 Striche in ein Band von 2 mm Breite. Die Quellung des Bodens (an der wohl auch das Holz des Stumpfes theilnahm) hatte somit 4 Tage gedauert und die während dieser Zeit geschriebenen Striche nahmen auf dem berussten Papier 32,5 mm Höhe ein, was einer Erhebung des Befestigungspunkies um 2,7 mm entspricht. Die Temperatur der Luft sank dabei langsam von 19,8 auf 17,7 °R.

Erst in den nun folgenden 24 Stunden bewirkte das Begiessen keine weitere Veränderung mehr, die 24 folgenden Striche bildeten ein weisses Band von 1 mm Breite, als ob der Faden ebenso lange an einem Schraubstock befestigt gewesen wäre. In den nächsten 8 Tagen, wo der Topf bei hoher Lufttemperatur (20—15 °R.) beträchtliche Wassermengen durch Verdunstung verlor, stieg die Zeigerspitze doch nur um etwa 2 mm zurück, die in dieser Zeit beschriebenen Linien bildeten ein einziges weisses Band.

Daraus geht nun hervor, dass die Erde des Topfes schon längere Zeit vor dem Versuch gleichmässig feucht gehalten werden muss, damit der Stand des Zeigers durch das Begiessen nicht weiter alterirt werde und ferner, dass, wenn die Erde vorher gesättigt war, man während einer Versuchsdauer von 6—8 Tagen nicht zu giessen braucht, weil die Niveauänderung durch Austrocknung zwischen je zwei Zuwachslinien unmessbar klein ist. Das wird sich bei anderen Erdmischungen vielleicht anders gestalten, der Versuch sollte aber auch nur die von mir benutzte kontroliren. Uebrigens wurden kleinere Töpfe (Versuch mit Polemonium und Aquilegia) während des Versuchs dadurch vor beträchtlicher Verdunstung geschützt, dass sie in einem sie eng umgebenden Zinkblechgefäss standen und oben mit halbirten Glasdeckeln bedeckt waren.

b) Fehler der Apparate mit Vergrösserung der Zuwachse. Bei dem Zeiger am Bogen und bei dem Auxanometer können ausser dem genannten noch andere Fehler die Beobachtung stören. — Die anfangs vermuthete mögliche Krümmung des Strohhalmzeigers unter dem Einfluss der wechselnden Luftfeuchtigkeit erwies sich durch den Versuch am Auxanometer als ganz unbedeutend, indem bei Einspannung des Fadens in den Schraubstock binnen 24 Stunden, auch wenn Temperatur und psychrometrische Differenz stark schwankten (es wurde z. B. in einer Regennacht das Fenster geöffnet), die Linien des Zeigers in ein weisses Band von 1 mm Breite zusammenfielen. — Dem Umstand, dass der auf der Rolle sich aufwickelnde Faden, auch wenn er geglättet ist, noch Unebenheiten besitzt, schreibe ich es zu, dass die weissen Linien, die der Zeiger auf dem Papier schreibt, ab und zu kleine Hebungen und Senkungen zeigen, die jedoch so unbeträchlich sind, dass sie, wie die Tabellen zeigen, das Resultat der Messungen nicht merklich stören. — Einen Fehler dieser vergrössernden Apparate hat man endlich darin zu vermuthen, dass das mechanische Moment des Zeigers an der Rolle sich ein wenig ändert, wenn er aus der schiefen in die horizontale Lage, oder umgekehrt übergeht, wodurch die Spannung des Fadens und der Zug, den das wachsende Internodium erleidet, verändert werden muss. Ganz beseitigen lässt sich der Fehler wohl nicht, er wird aber um so weniger merklich, je schwerer die Rolle ist und je grösser das spannende Gewicht (Fig. 47 *g*); bei den unten mitgetheilten Versuchen war dieses immer 20 g. Der Verlauf der Zuwachs-Kurven, an welchen sich die Wirkung dieses Fehlers geltend machen müsste, lässt übrigens nichts derartiges erkennen; auch ist die Aenderung des mechanischen Moments von einer Zuwachslinie zur anderen um so geringer, je geringer die Zuwachse selbst sind, je näher also die Linien, zwischen denen die Bogenstücke als Zuwachse gemessen werden, an einander liegen.

B. Durch die Pflanze bedingte Fehler. Diese können unter Umständen weit bedeutender werden, als die durch die Apparate gegebenen Fehler. Zunächst kommt es darauf an, nur solche Pflanzen zu benutzen, deren wachsende und tiefer liegende Internodien vollkommen gerade sind und aufrecht stehen; am geeignetsten sind daher die Triebe aus Knollen, Zwiebeln, Rhizomen und perennirenden Wurzelstöcken, die gewöhnlich den Anforderungen genügen; auch hat man in diesen Fällen die Gewissheit, dass die Reservenahrung in hinreichend grosser Quantität vorhanden ist, um das Wachsthum auch im Finstern und bei schwachem Licht längere Zeit ungestört verlaufen zu lassen.

Da die Versuche im Zimmer gemacht werden, so ist der wachsende Stengel immer auf verschiedenen Seiten ungleich beleuchtet und strebt, sich heliotropisch zu krümmen. Bei einigermaassen dicken Indernodien tritt diese Krümmung mit solcher Kraft auf, dass die durch das Gewicht an der Rolle

bewirkte Spannung nicht hinreicht, den Stengel gerade zu ziehen; ein Gewicht aber welches dies bewirken würde, könnte eine Veränderung des Wachsthums hervorrufen, worüber übrigens noch genaue Untersuchungen zu machen sind. Zum Glück lässt sich aber die heliotropische Krümmung vollständig beseitigen, in dem man einen Spiegel senkrecht und parallel dem beleuchtenden

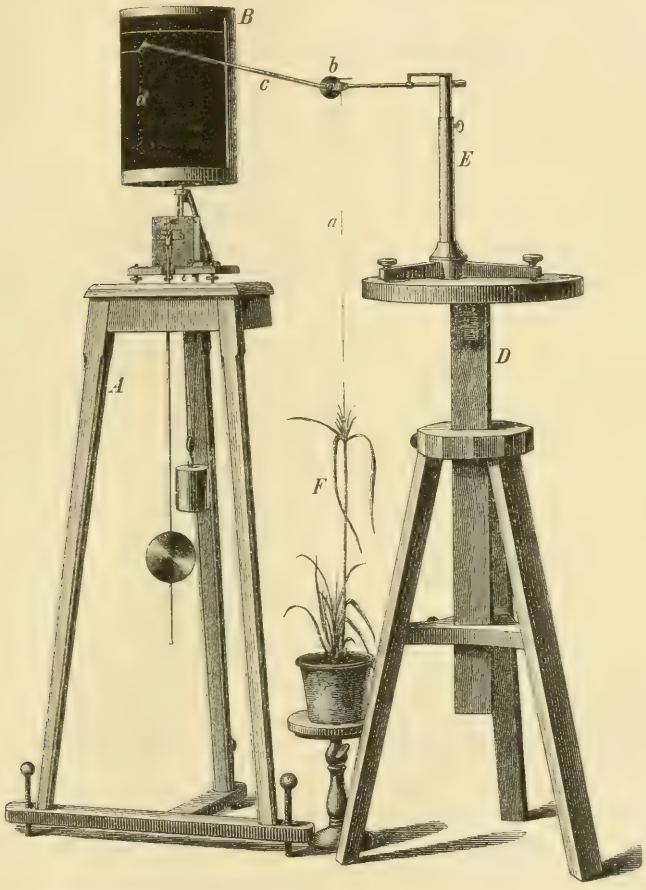


Fig. 49.

Das selbstregistrirende Auxanometer in einer später von mir benutzten Form (Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie II. 1887, p. 565). — *A* das Gestell mit dem Uhrwerk und der Trommel *B*, auf welcher das berusste Papier *d* befestigt ist. — *D* ein Gestell für die Zeigerwelle *Eb*. — *F* die zu beobachtende Pflanze, an der der Faden *a* befestigt ist, der über die Rolle *b* läuft; an dieser sitzt der Zeiger *c* mit dem Schreibstift. Zusatz 1892.

Fenster hinter der Pflanze, dieser möglichst nahe aufstellt; wird die Pflanze von zwei Fenstern aus verschiedener Richtung beleuchtet, so muss jedem Fenster ein Spiegel entsprechen. Die Stengel aller von mir benutzten Pflanzen blieben auf diese Weise vollständig gerade und aufrecht.

Viel gefährlicher ist die Nutation wachsender Indernodien; wo die Neigung dazu einmal vorhanden ist, wird man am besten thun, die Pflanze nicht weiter für unsere Beobachtungen zu benutzen; ein Mittel, sie unschädlich zu machen, ist mir unbekannt, da auch hier die Krümmungen mit solcher Kraft auftreten, dass nur sehr beträchtliche Gewichte, welche die Gefahr des Reissens der Internodien nahe legen, sie überwinden könnten. Ich will bei dieser Gelegenheit die auffallende Thatsache nicht unerwähnt lassen, dass durch den dauernden Zug eines unbedeutenden Gewichts, wie ich es zur Spannung des Fadens benutze, Nutationen hervorgerufen oder verstärkt werden können: so z. B. an den Blüthenstengeln von Oxalis cernua u. a., und an denen von Echeverien. Schon während der aufwärts gerichtete Zug des Gewichts von 10 g im ersten, von 20—50 g im zweiten Falle wirkt, bemerkt man Krümmungen, die viel stärker sind, als die gewöhnlichen Nutationen dieser Internodien; nimmt man das Gewicht ab, so treten in wenigen Minuten Krümmungen ein, die einen Halbkreis und mehr erreichen können.

Ueber die Veränderungen, welche durch Aenderung der Turgescenz im Wachsthum hervorgerufen werden können und die Art, sie zu vermeiden, wurde schon oben das Nöthige gesagt (unter I).

Zu beachten bleibt endlich noch die Dehnung, welche das wachsende Internodium durch den Zug des den Faden spannenden Gewichts erleidet. Dass wachsende Stengel in ziemlich hohem Grade dehnbar sind, ist leicht zu konstatiren und sollte im Interesse der Mechanik des Wachsthums einmal genauer untersucht werden. So wie die Dehnbarkeit des Fadens wird man auch die des wachsenden Stengels ausser Rechnung bringen können, wenn man nach der Zusammenstellung des Apparates die Pflanze einige Stunden lang dem Zug des Gewichtes ausgesetzt lässt, oder wenn man einfach die Ablesungen der ersten Versuchsstunden als unbrauchbar nicht weiter berücksichtigt; dass dies genügt, zeigen meine Tabellen und Kurven. — Dass ein im Verhältniss zur Dicke des Stengels beträchtlicher dauernder Zug das Wachsthum ein wenig beschleunigt, davon habe ich mich 1870 durch mehrere Beobachtungen überzeugt, die ich zu vervollständigen gedenke. Bei der Geringfügigkeit des am Apparat auf die Pflanze wirkenden Zuges aber ist um so weniger eine ausgiebige Beschleunigung des Wachsthums zu befürchten, als die benutzten Stengel meist dicke Internodien besassen. Ob freilich ein dauernd gleichmässiger Zug zu verschiedenen Zeiten nicht etwa verschieden einwirkt, habe ich nicht untersucht.

Nach Aufzählung dieser beträchtlichen Zahl von Fehlerquellen, welche in unsere Beobachtung einfliessen, könnte der Leser leicht auf die Vermuthung kommen, dass die Resultate ziemlich ungenau seien. Allein der Umstand, dass man zur Ableitung der Beziehung des Lichts und der Temperatur zum Wachsthum Zahlen gewinnt, die selbst wenn die Fehler viel grösser wären, das Kausalverhältniss deutlich hervortreten lassen, und die

Uebereinstimmung der auf verschiedene Weise gewonnenen Resultate zeigt dass die Genauigkeit der Beobachtungen für unseren Zweck vollkommen hinreicht.

Beobachtung der Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Es wurde schon oben angedeutet, in wie weit die Angaben des Thermometers für die Pflanze selbst gelten; damit diess in möglichst hohem Grade der Fall sei, ist es nöthig, selbst in einem Zimmer mit geringen Temperaturschwankungen das Thermometer der beobachteten Pflanze möglichst nahe aufzuhängen; bei allen unten aufgezählten Beobachtungen war diess insofern der Fall, als das trockene wie das nasse Thermemeter immer nur 20—30 cm von der Pflanze entfernt war. Auch wurde dafür gesorgt, dass beide Thermometer immer denselben äusseren Bedingungen ausgesetzt waren, unter denen die beobachtete Pflanze sich befand: stand diese frei in der Luft des Zimmers, so hingen auch die Thermometer frei daneben, wurde die Pflanze in einen Rezipienten eingeschlossen, so wurde jedes der beiden Thermometer so behandelt, worüber der Anmerkungen vor den einzelnen Tabellen spezieller Auskunft geben. Die Thermometer waren in Zehntelgrade getheilt und jedes Paar vorher bezüglich ihrer Uebereinstimmung sorgfältig verglichen. Die nach Celsius getheilten sind aus mehreren Exemplaren als die am besten übereinstimmenden ausgesucht; die kleine Differenz ihrer Angaben wurde in Rechnung gebracht; die nach Reaumur getheilten sind für psychrometrische Beobachtungen hergestellt.

Die psychrometrischen Differenzen wurden nicht deshalb beobachtet, um aus ihnen Schlüsse über die Verdunstung der Pflanze zu ziehen, da diese bei der geringen Transpirationsfläche einerseits, und bei der kräftigen Bewurzelung anderseits den Turgor der Pflanze und somit das Wachsthum gewiss nicht merklich beeinflussen konnte; vielmehr kam es bei der Beobachtung des nassen Thermometers nur darauf an, die Kontrolle dafür zu haben, dass die Luftfeuchtigkeit in der Umgebung der Pflanze innerhalb genügend enger Grenzen variire, um diese Variation als für unseren Zweck bedeutungslos betrachten zu können.

Die Ablesungen der Thermometer begannen gewöhnlich Morgens um 7 Uhr und wurden mit gewöhnlicher Ausnahme von 1 und 2 Uhr Nachmittag bis Abends 6 oder 8 Uhr fortgesetzt. Nächtliche Beobachtungen vorzunehmen war mir, bei der Entfernung meiner Wohnung vom Laboratorium, unmöglich. Um die Gewissheit zu haben, ob die Morgens um 7 Uhr beobachtete Temperatur auch das Minimum sei, wurde dicht neben dem Thermometer noch ein Minimumthermometer aufgestellt, welches vorher verglichen war; zeigte sich, dass das Temperaturminimum um 7 Uhr schon vorüber war, so wurde es in den Tabellen als um 6 Uhr eingetreten verzeichnet. — Dass in den Beobachtungsräumen vom Abend bis Morgen die Temperatur der Luft jemals eine vorübergehende Steigerung erfahren, habe ich durchaus nicht zu vermuthen; das Fallen des Thermometers vom Abend bis zum Morgen

war also ein ununterbrochenes; bei der meist geringen Differenz zwischen Abend und Morgen durfte auch ohne erheblichen Fehler angenommen werden, dass das Sinken der Zeit proportional sei; jedenfalls darf ich annehmen, dass die so berechneten dreistündigen Temperaturmittel der Nächte höchstens um $0{,}1^0$, selten $0{,}2^0$ von den wahren Werthen abweichen. Da es bei den dreistündigen Zuwachsen, die in mehreren Tabellen mitgetheilt sind, darauf ankommt, ihre Beziehung zu der in demselben Zeitraum herrschenden Temperatur zu kennen, so wurden immer vier Temperaturbeobachtungen zur Berechnung des Mittels verwendet; ist der Zuwachs z. B. für die Zeit von 9 bis 12 Uhr angegeben, so ist das Temperaturmittel aus den Ablesungen von 9, 10, 11, 12 Uhr gebildet.

Wo die Mitteltemperaturen ganzer Tage aus Thermometerablesungen berechnet wurden, welche Morgens, Mittags und Abends gemacht waren, da wurde nicht einfach die Summe der abgelesenen Temperaturen durch ihre Anzahl dividirt, sondern die Mitteltemperatur jedes Zeitraums mit der Zahl der Stunden multiplicirt, diese Produkte für den ganzen Tag addirt und die Summe durch 24 dividirt; ein Verfahren, welches bei den ohnehin geringen Temperaturschwankungen allerdings Werthe liefert, welche von denen des einfacheren Verfahrens nur wenig abweichen.

Ricipienten für die angekoppelte Pflanze. Um die Versuchspflanze, nachdem sie mittels des Fadens an die Rolle angekoppelt ist, mit einem Recipienten zu umgeben, der entweder nur die Aufgabe hat, jene in einem nahezu dampfgesättigten Raume verweilen zu lassen, oder sie in einen finsteren Raum einzuschliessen, oder endlich nur Licht bestimmter Färbung zu ihr gelangen zu lassen, benutze ich folgende Vorrichtungen: 1. Recipienten von Zinkblech (vergl. Fig. 47 *B*, *E*). Sie bestehen aus zwei Cylinderhälften, die hinten mit Charnier verbunden sind und beim Zuklappen vorn übergreifend einen Hohlcylinder darstellen, der unten offen, oben durch zwei übereinandergreifende Deckelstücke so geschlossen ist, dass ein Loch von ungefähr 1 cm Durchmesser in der Mitte offen bleibt. Ist die Pflanze nun angekoppelt, so bringt man den geöffneten Recipienten in geeignete Lage, klappt ihn zu, so dass der Faden durch die erwähnte Oeffnung geht und bohrt ihn mit dem unteren offenen Rande in die Erde des Blumentopfs; der offene Raum um den Faden wird mit drei Staniolplättchen so belegt, dass eben nur der Faden ohne Reibung durchtreten kann. Das trockene und nasse Thermometer werden mit ihrem unteren Theil in eben solche, auf feuchter Erde stehende Recipienten eingeschlossen und möglichst nahe an der Pflanze aufgestellt. Eine solche Vorrichtung, abwechselnd von der Sonne beschienen und beschattet, kann auch bei Versuchen über die Wirkung starker und rascher Temperaturschwankungen benutzt werden (Tabelle 5). Bei einigen der ersten Versuchsreihen benutzte ich statt dieser Recipienten Rollen von Stanniol, die oben mit einer durchlöcherten und mit Spalt versehenen Stanniol-

klappe gedeckt wurden. Je nach der Grösse der Versuchspflanze verwende ich Zinkcylinder von 20—30 cm Höhe und 8—10 cm Durchmesser. — 2. Recipienten von Glas; sie bestehen aus vier rechteckigen Glasscheiben von 10 cm Breite und circa 30 cm Höhe, die so gefasst sind, dass sie einen vierseitigen Kasten bilden, der sich an einer Kante mit Charnier öffnen, an der gegenüberliegenden durch einen Schieber schliessen lässt. Unten bleibt der Kasten offen, oben ist jede Hälfte desselben mit einem dreieckigen Deckstück so versehen, dass beim Schliessen eine Decke entsteht, die in der Mitte ein Loch für den Durchgang des Fadens übrig lässt. Die Anwendung geschieht in derselben Weise, wie bei den Blechrecipienten. Ich besitze solche Laternen von farblosem, rothem und blauem Glase; auch wurden mit den farbigen bereits Versuchsreihen durchgeführt, die ich jedoch bei späterer Gelegenheit noch zu vervollständigen gedenke. — Man kann diese Laternen übrigens auch durch tubulirte Glocken ersetzen, die man zuerst über die Pflanze stülpt, nachdem an derselben ein Haken für den Faden oder die eingeschalteten Drahtstücke befestigt ist, die man dann durch den Tubulus (jedoch mit einiger Unbequemlichkeit) einhakt.

Endlich habe ich noch zu erwähnen, dass das Auxanometer bei allen vom März bis Juli 1871 gemachten Beobachtungen in einem Eckzimmer stand, von dessen Fenstern eines nach Ost, die beiden anderen nach Süd gerichtet sind. Zur Verfinsterung des Zimmers dienen mit dickem Wachstuch überzogene Holzrahmen, welche an den Seiten gepolstert, in die Fensternischen eingeschoben werden können, so dass sie die Fenster vollständig schliessen. Fällt nur diffuses Tageslicht auf die Fenster, so bewirkt dieser Verschluss im Zimmer eine tiefe Finsterniss, die selbst nach mehreren Minuten die Erkennung der Gegenstände unmöglich macht; scheint die Sonne auf die Schirme, so tritt allerdings ein wahrnehmbarer Grad von Helligkeit im Zimmer ein.

Beurtheilung und graphische Darstellung der Zahlen. Hat man die Zahlenreihen der stündlichen Zuwachse, Lufttemperaturen, psychrometrischen Differenzen und sonstige Bemerkungen einer mehrtägigen Beobachtungsreihe vor sich, so ist es durchaus nicht leicht, aus denselben ohne Weiteres irgend ein bestimmtes Resultat betreffs der Einwirkung äusserer Agentien auf das Wachsthum abzuleiten. Die stündlichen Zuwachse schwanken unregelmässig auf und ab, Beziehungen zu Temperatur und Licht treten nur ab und zu klar hervor. In höherem Grade geschieht dies allerdings schon dann, wenn man statt der stündlichen Werthe die daraus berechneten zwei- oder dreistündigen Zuwachse und Mitteltemperaturen berechnet, aber auch so gewinnt man kaum ein klares Bild des inneren Zusammenhanges des Wachsthums und seiner Bedingungen; dies ist nur durch eine geeignete graphische Darstellung der Zahlenwerthe möglich, die merkwürdigerweise bisher keiner meiner Vorgänger benutzt hat und diese Unterlassung

ist eine der Ursachen, warum manche Beobachter die wahren Resultate ihrer eigenen Beobachtungen nicht erkannten, wie ich noch im letzten Abschnitt zeigen werde. Ich habe nicht nur alle meine Beobachtungsreihen, sondern auch fast sämmtliche Angaben meiner Vorgänger auf Koordinaten übertragen; meist habe ich die graphische Darstellung meiner Zahlen sogar auf zwei- oder drei- und mehrfach verschiedene Weise versucht, um ein möglichst anschauliches Bild der Vorgänge zu bekommen.

Die beigegebenen Tafeln mit den zugehörigen Erklärungen und Tabellen werden dem Leser hinreichend verständlich sein und kann ich mich hier ausführlicher Angaben über das Verfahren im Allgemeinen um so mehr enthalten, als auf anderen Gebieten der Naturwissenschaft die graphische Darstellung von in Zahlen ausgedrückten Beobachtungen ja ohnehin längst im Gebrauch ist. Nur auf einen Punkt möchte ich besonders hinweisen, den der Ungeübte leicht übersehen könnte. Handelt es sich nämlich darum, Mittelwerthe auf den Koordinaten zu verzeichnen, so versteht es sich von selbst, dass man die ihnen entsprechenden Punkte auch auf die Mitte desjenigen Zeitraumes eintragen muss, für den der Mittelwerth gilt; hat man also z. B. die Mitteltemperatur der Nacht einzutragen, die aus zwei Beobachtungen von Abends 6 Uhr und Morgens 7 Uhr genommen ist, so muss der betreffende Punkt für die Temperaturkurve auf diejenige Ordinate gesetzt werden, welche $12^1/_2$ Uhr Nachts entspricht; eben so muss der mittlere stündliche Zuwachs für diesen Zeitraum auf denselben Punkt der Zeitabscisse fallen; nimmt man statt der mittleren Zuwachse die Zuwachssummen für bestimmte Zeiträume, so sind dieselben an den gleichen Punkten, an welchen die mittleren Zuwachse stehen müssten, einzutragen; wird z. B. die Kurve der dreistündigen Zuwachse verzeichnet für die Zeiten von 12—3 Uhr, 3—6 Uhr, 6—9 Uhr u. s. w., so müssen die Punkte für die dreistündigen Zuwachse auf die Zeiten $1^1/_2$ Uhr, $4^1/_2$ Uhr, $7^1/_2$ Uhr u. s. w. fallen.

III. Tabellen.

Die hier folgenden Beobachtungsreihen sind sämmtlich im Jahre 1871 vom Anfang März bis in den Juli gewonnen. Die Ordnung, in der ich sie folgen lasse, ist nicht chronologisch, sondern vom einfacheren zum komplizirteren fortschreitend, wie noch weiter aus Abschnitt IV zu ersehen ist.

1.

Phaseolus multiflorus.

Etiolirte Pflanze im finstern Zimmer beobachtet; Wachsthum (grosse Periode) der einzelnen Theile des epicotylen Internodiums. Das Internodium wurde am 19. April 4 Uhr Abends in 12 Stücke à 3,5 mm lang eingetheilt; die Stücke sind von unten nach oben mit *a* bis *m* bezeichnet; die

erste Messung fand am 21. April 8 Uhr früh statt, aus ihr ist die erste Kolumne der Zuwachse für 24 Stunden berechnet; die folgenden Messungen immer täglich um 8 Uhr früh. Temperatur beständig zwischen 10,2 und 11,0° R. — Messung mit Maassstab. — Vergl. p. 680.

Bezeichnung der je 3,5 mm langen Stücke	Zuwachs bis 21. April	Zuwachs bis 22. April	Zuwachs bis 23. April	Zuwachs bis 24. April	Zuwachs bis 25. April	Zuwachs bis 26. April	Zuwachs bis 27. April	Zuwachs bis 28. April	Zuwachs bis 29. April	Zuwachs bis 30. April
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
oben m	1,2	1,5	2,5	5,5	7,0	9,0	14,0	10,0	7,0	2,0
l	1,5	1,5	6,0	9,0	9,5	9,5	3,5	1,0		
k	2,7	3,0	6,5	6,0	2,0					
i	3,9	2,5	3,0	1,0						
h	3,3	1,0	0,5							
g	1,8	0,5								
f	1,1	0,2								
e	0,6	0,3								
d	0,6									
c	0,3									
b	0,3									
unten a	0,3									
Summe der Partialzuwachse	17,6	10,5	18,5	21,5	18,5	18,5	17,5	11,0	7,0	2,0

2.

Fritillaria imperialis.

Grüne Pflanze im Licht und etiolirte Pflanze im Finstern. Zur Vergleichung der grossen Periode beider (vergl. Taf. I.). Ablesung der Zuwachse mittels Zeigers an Faden.

Zwei nahezu gleichgrosse Zwiebeln waren in gleiche Töpfe gleichzeitig eingepflanzt; die eine keimte in einem finsteren Zimmer, die andere an einem hellen Fenster; bei dieser begann die Beobachtung als das untere Internodium des Laub- und Blüthenstengels 7 mm, bei jener als es 22 mm über der Erde hoch war; der Faden war mittelst eines Silberdrahthäckchens unmittelbar unter dem ersten Laubblatt befestigt, die verzeichneten Zuwachse gelten daher ausschliesslich für das unterste Internodium. — Die beiden Apparate standen während der Beobachtungszeit neben einander auf einem Tisch; die grüne Pflanze erhielt nur diffuses Licht (nicht direkte Sonne) von zwei Ostfenstern aus 3 Meter und zwei Nordfenstern aus 2 Meter Entfernung; zwei Spiegel verhinderten die heliotropische Krümmung vollständig. Die daneben stehende etiolirte Pflanze war mit einem Hohlcylinder von Stanniol bedeckt und so verfinstert (vergl. p. 704). — Die Lufttemperatur (°C.) wurde an einem metallenen Maximum- und Minimum-Thermometer (von Hermann und Pfister), welches zwischen beiden Pflanzen stand, täglich dreimal, um

8 Uhr früh, 12 Uhr Mittag, 6 Uhr Abend gelesen und aus diesen 6 Daten die täglichen Mitteltemperaturen (vergl. p. 706) berechnet; die täglichen Schwankungen waren gering und erreichten höchstens 2° C. in 24 Stunden. — Mit Ausnahme der trüben Tage am 20. März und 2.—5. April war das Wetter hell.

Tag	Temp. °C. tägl. Mittel	Tägl. Zuwachse in Millim. um 12 Uhr Mittag abgelesen		Bemerkungen
		grüne Pflanze	etiol. Pflanze	
19. bis 20.		mm		
März	10,6 °C.	2,0		
21	10,5	5,2		
22	11,4	6,1		
23	12,2	6,8		
24	13,4	9,3	7,5	erster beobachteter Zuwachs der etiol. Pfl.
25	13,9	13,4	12,5	von 12 Uhr Mittag 23. bis 12 Uhr Mittag
26	14,6	12,2	12,5	24. März; am 23. März ist das grüne Internodium 27,1 mm, das etiol. 22 mm hoch über der Erde.
27	15,0	8,5	11,5	am 27. März 8 Uhr früh Erde beider Töpfe
28	14,3	10,6	14,2	begossen.
29	12,4	10,3	12,6	am 29. März 8 Uhr früh die etiol. Pflanze begossen.
30	12,0	6,3	15,9	am 30. März 8 Uhr früh die grüne Pflanze
31	11,2	4,7	16,6	begossen.
1. April	10,7	5,8	18,2	am 1. April 8 Uhr früh die grüne Pflanze
2	10,2	4,4	15,5	begossen.
3	9,4	3,8	14,0	
4	10,6	2,0	13,8	
5	10,7	1,2	11,9	
6	11,0	0,7	8,8	
7	11,0	0,0	4,4	
8	11,2		2,1	
9	11,5		0,6	
10	12,5		0,0	

In dem Zeitraum vom 23. März 12 Uhr Mittag bis zum 7. April 12 Uhr Mittag, wo beide Pflanzen gleichzeitig beobachtet wurden und wuchsen, betrug der Gesammtzuwachs der grünen 93,2 mm, der der etiolirten 189,9; dieser war also mehr als doppelt so gross wie jener; ausserdem dauerte der Zuwachs des etiolirten Internodiums noch 3 Tage länger, als das des grünen; das Maximum der täglichen Zuwachse fällt bei dem grünen Internodium auf den 25. März, bei dem etiolirten auf den 1. April, also 6 Tage später. Da nach Beendigung der Beobachtungen sich fand, dass das Internodium unterirdisch und innerhalb der Zwiebel der beiden Pflanzen 30 mm lang war, so ergiebt sich die erreichte Gesammtlänge für das Grüne 120,7 mm, für das etiolirte 214,6 mm.

3.

Hopfen.

Grüne Pflanzen im Finstern (Vergl. Taf. II.). Grosse Periode und Temperaturwirkung.

Zu den beiden folgenden Beobachtungsreihen wurden Pflanzen verwendet, welche, in grosse Töpfe gepflanzt, schon zweimal in diesen überwintert hatten. An beiden Exemplaren wurden sämmtliche Sprosse, bis auf je einen, zur Beobachtung besonders geeigneten, dicht an der Erde weggeschnitten. — Während der Beobachtungszeit waren die Sprosse mit tubulirten Glasglocken bedeckt, diese zum Zweck der Verdunkelung mit Bleifolie dicht umwickelt; in zwei anderen dicht daneben, auf feuchter Erde stehenden tubulirten Glasglocken befanden sich die Thermometer (°C.), in der einen das trockene, in der anderen das feuchte, welches Nachts 0,25 bis 0,3°, Tags 0,3° bis 0,4° weniger zeigte, als jenes. — Zuwachsablesungen an Millimetertheilung, an welcher sich der Zeiger mittels Faden und Rolle bewegte.

No. I.

Die vier oberirdischen Internodien unter der Knospe des Sprosses haben am Anfang des Versuchs die Längen (von unten nach oben gezählt): 90—31,—28—17 mm; der Zuwachs findet an den drei oberen Internodien, überwiegend am jüngsten statt.

Tag	Tageszeit	Temp. C. Mittel	Zuwachse in Millim. Mittel pro Stunde	Zuwachse in Millim. für ganze Tage 6^h Abd. — 6^h Abd.	Temp. C. Mittel für ganze Tage p. 706
18. April	6 Ab.—8 Fr.	14,6°	0,18 mm	8,5 mm	14,4°
	8 Fr.—12 M.	15,0	0,40 „		
	12 M.—6 Ab.	15,3	0,73 „		
19. April	6 Ab.—8 Fr.	14,7	0,90 mm	26,7 mm	15,0
	8 Fr.—12 M.	14,7	1,17 „		
	12 M.—6 Ab.	16,1	1,58 „		
20. April	6 Ab.—8 Fr.	15,4	1,31 mm	35,0 mm	15,4
	8 Fr.—12 M.	15,2	1,65 „		
	12 M.—6 Ab.	15,7	1,73 „		
21. April	6 Ab.—8 Fr.	14,8	1,03 mm	25,0 mm	14,9
	8 Fr.—12 M.	14,8	1,12 „		
	12 M.—6 Ab.	15,4	1,00 „		
22. April	6 Ab.—8 Fr.	14,1	0,39 mm	7,0 mm	14,5
	8 Fr.—12 M.	14,3	0,27 „		
	12 M.—6 Ab.	15,6	0,07 „		

No. II.

Das vorletzte Internodium unter der Knospe, das 3. von unten, ist in den letzten 5 Tagen am Licht nur um 12 mm gewachsen und bei Beginn

des Versuchs 32 mm lang; das letzte Internodium unter der Knospe ist 20 mm lang und ergiebt die in der Tabelle verzeichneten Zuwachse.

Tag	Tageszeit	Temp. C. Mittel	Zuwachse in Millim. Mittel pro Stunde	Zuwachse in Millim. für ganze Tage 6^h Abd. — 6^h Abd.	Temp. C. Mittel für ganze Tage
22. April	8 Fr.—12 M.	14,3°	0,45 mm	19,0 mm	14,9°
	12 M.—6 Ab.	15,6	0,75 „		
	6 Ab.—8 Fr.	14,8	0,91 „		
23. April	8 Fr.—12 M.	14,7	1,30 mm	25,0 mm	14,5
	12 M.—6 Ab.	14,9	1,03 „		
	6 Ab.—8 Fr.	14,2	0,97 „		
24. April	8 Fr.—12 M.	14,5	1,25 mm	26,0 mm	14,3
	12 M.—6 Ab.	15,1	1,75 „		
	6 Ab.—8 Fr.	14,0	0,75 „		
25. April	8 Fr.—12 M.	13,9	1,00 mm	17,2 mm	13,9
	12 M.—6 Ab.	14,8	1,25 „		
	6 Ab.—8 Fr.	13,3	0,41 „		
26. April	8 Fr.—12 M.	14,1	0,40 mm	4,8 mm	14,1
	12 M.—6 Ab.	15,0	0,45 „		
	6 Ab.—8 Fr.	13,7	0,04 „		

4.

Fritillaria imperialis.

Etiolirte Pflanze im Finstern; Wirkung starker Temperatur-Schwankungen auf das Wachsthum (vergl. Taf. III). Beobachtung der Zuwachse mittels des Zeigers am Bogen.

Zur Beobachtung diente ein im Finstern erwachsener Laubspross, dessen erstes Internodium am Anfang bereits 15 cm hoch war; der Faden wurde unmittelbar unter dem ersten Blatt der noch nicht entfalteten Laubknospe mittels eines Hakens von Silberdraht befestigt; die folgenden Angaben beziehen sich also ausschliesslich auf das erste Internodium. — Die Verdunkelung wurde durch einen Hohlcylinder von Stanniol bewirkt; neben der Pflanze befanden sich die beiden Thermometer (°R.), das eine mit trockener, das andere mit nasser Kugel; jedes mit seinem unteren Theil in einem Hohlcylinder von Stanniol von der Grösse dessen, der die Pflanze bedeckte, umgeben; jeder dieser Cylinder steht auf der feuchten Erde eines Blumentopfes (vergl. Fig. 47, *E*). — Die Temperaturschwankungen wurden durch Heizung eines grossen eisernen Ofens im grössten Saale des Laboratoriums und gelegentlich durch Oeffnen von Thür und Fenster bewirkt. Der Apparat stand 5 m von dem Ofen entfernt und war durch einen grossen hölzernen Schirm vor der Strahlung desselben geschützt; die Temperaturänderungen am Apparat wurden demnach durch die Luftwärme des Saales vermittelt. Die Temperatur der Erde wurde durch ein in die Erde neben der Pflanze gestecktes Thermometer angegeben.

Tag	Stunde der Ablesung	Zuwachse pro Stunde. Bogengrade	Temp. °R. Erde	Temp. °R. Luft in der Hülle	psychrom. Diff. nasser Th. in Hülle	Bemerkungen
16. März	8h 30m fr.		11,2°	11,8°	0,4°	um 8h früh geheizt.
	10 „	1,06	12,3	14,2	0,7°	
	11 „	2,10	14,0	16,6	0,9	
	12 Mittag	1,05	15,3	17,9	1,1	
	1 „	1,45	16,9	17,9	0,7	
	3 „	2,05	16,3	17,0	0,5	um 3h Nachmittag Fenster und Thür geöffnet.
	4 „	2,20	14,8	14,7	0,1	
	5 „	1,90	13,6	13,3	0,1	
	6 Abend	1,60	12,7	12,4	0,3	
17. März	8h fr.	1,00	7,8	8,4	0,2	über Nacht ein Fenster offen; um 8h fr. geschlossen, um 9h früh geheizt.
	9 „	0,70	8,3	9,4	0,7	
	10 „	0,25	10,0	13,8		
	11 „	1,35	12,2	14,5	0,5	
	12 Mittag	1,20	12,8	14,9	0,7	
	1 „	1,70	14,0	15,2	0,7	
	3 „	2,10	14,0	14,7	0,3	
	4 „	2,00	13,6	14,3	0,2	
	5 „	1,90	13,6	14,6	0,6	
	6 Abend	1,80	13,4	13,8	0,1	
18. März	8h fr.	1,14	9,6	9,7	0,2	Ofen geheizt.
	9 „	0,50	11,2	14,3		
	10 „	2,00	13,2	15,6	0,9	
	11 „	2,50	13,6	15,1	0,5	
	12 Mittag	0,30	14,0	15,0	0,5	
	1 „	1,50	15,0	16,2	0,6	
	2 „	2,10	14,3	15,5	0,4	
	3 „	1,85	14,3	15,1	0,4	
	4 „	1,60	14,0	13,8	0,0	
	5 „	1,55	13,2	13,1	0,2	
	6 Abend	1,40	12,7	12,7	0,2	
19. März	8h fr.	0,83	9,0	9,4	0,2	Ofen geheizt.
	9 „	0,45	9,3	10,3	0,6	
	10 „	0,10	11,2	13,9	1,4	
	11 „	1,30	12,6	14,9	1,1	
	12 Mittag	0,40	13,7	15,9	1,2	
	1 „	0,80	15,0	15,9	0,9	
	3 „	0,80	14,0	14,6	0,4	
	4 „	0,90	13,6	14,1	0,3	
	5 Abend	0,60	13,3	13,7	0,4	
20. März	8h fr.	0,35	9,2	9,6	0,3	

5.

Dahlia variabilis.

Etiolirte Pflanze im Finstern (Zink-Rezipient). Wirkung starker Temperaturschwankungen auf das Wachsthum (Taf. IV). Beobachtungen am Auxanometer, bei 12maliger Vergrösserung.

Der im Finstern austreibende Spross besass zwei oberirdische Internodien unter der Endknospe; am 1. Mai wurde der Faden unterhalb des ersten Blattpaares angekoppelt, um zu sehen, ob das untere Internodium

noch wächst; bis zum 2. Mai in 21 Stunden betrug die wirkliche Verlängerung bei 11—13° R. nur 0,58 mm; dann wurde das obere Ende des zweiten Internodiums unmittelbar unter dem 2. Blattpaar angekoppelt; die mit dem 4. Mai beginnenden hier folgenden Zuwachsangaben betreffen daher sicherlich nur das zweite Internodium. — Die Pflanze war während der Beobachtungszeit mit dem Zink-Rezipienten umgeben (vergl. Fig. 47, *B*), und so gestellt, dass die Sonnenstrahlen denselben vor Mittag treffen und erwärmen konnten; durch einen vorgestellten Papierschirm konnte die Intensität der Strahlung vermindert werden. — Das Thermometer (*B*) befand sich mit seinem unteren Theil in einem gleichen, auf feuchter Erde stehenden Rezipienten, der jedesmal derselben Strahlung dicht neben der Pflanze ausgesetzt wurde.

Tag	Stunde	Zuwachs in Mill. am Bogen	Temp. R. im Rezipienten	Grösste Temperaturschwankung in einer Stunde	Bestrahlung
4. Mai	6h fr.				
	7 „	2,8	11,7°		
	8 „	2,5		1,1° aufwärts.	meist trüb, wolkig;
	9 „	3,0	13,9		Wirkung der
	10 „	2,5	12,7	1,2 abwärts.	Strahlung aber
	10h 30m fr.		12,3	0,4° abwärts und 2,0° aufwärts.	merklich.
	10h 50m „		14,3		
	11 fr.	3,6		2,2° abwärts.	v. 12 bis 12h 3m Sonne.
	12 Mittag	3,0	12,5		um 12h 30 beschattet.
	12h 30m M.		16,3	von 12—1h 3,8 aufwärts und	
	1 Mittag	7,2	15,6	0,7 abwärts.	
	2 „	4,5		2,7° abwärts.	
	3 „	4,0	12,9		
	4 „	4,3	13,0	0,1° aufwärts.	
	5 „	4,6	12,7	0,3° abwärts.	
	6 Abend	4,4	12,0	0,7° abwärts.	
	7 „	4,2			
	8 „	4,0			
	9 „	3,8			
	10 „	3,5			
	11 „	3,0			
	12 Nacht	2,5			
5. Mai	1 „	2,3			
	2 „	2,1			
	3 „	2,0			
	4 „	1,7			
	5 „	1,8			
	6h fr.	1,6			
	7 „	0,8	11,01		
	8 „	1,5		0,6° aufwärts.	der Himmel meist
	9 „	2,0	12,3		wolkig, zwischen
	10 „	1,8	12,5	0,2 aufwärts.	10 und 11h Sonne.
	11 „	2,2	16,0	3,5° aufwärts.	
	12 Mittag	5,0	13,8	2,2 abwärts.	
	„	5,0		im Mittel	
	„	5,6		0,07 abwärts.	
	3 „	6,5	13,6		

Tag	Stunde	Zuwachs in Mill. am Bogen	Temp. R. im Rezipienten	Grösste Temperaturschwankung in einer Stunde	Bestrahlung
5. Mai	4h Mittag	8,4	12,4	1,2 abwärts.	
	5 „	Neu eingestellt.	12,0		
	6 Abend		11,6		
	7 „	5,3			
	8 „	5,0			
	9 „	4,1			
	10 „	4,0			
	11 „	4,0			
	12 Nacht	3,6			
6. Mai	1 „	3,4			
	2 „	3,5			
	3 „	3,8			
	4 „	4,0			
	5 „	4,0			
	6h früh	4,0			
	7 „	4,0	11,0		
	8 „	3,5	11,7	0,7° aufwärts.	
	9 „	5,2	12,7	1,0 aufwärts.	
	10 „	5,5	13,4	0,7 aufwärts.	Himmel immer trüb.
	11 „	5,8	13,0	0,4 abwärts.	
	12 Mittag	6,0	13,1	0,1 aufwärts.	
	1 „	7,0		0,25 abwärts.	
	2 „	6,5	12,6		
	3 „	5,5		0,5 abwärts.	
	4 „	5,8			
	5 „	6,3			
	6 Abend	6,0			
	7 „	5,8	11,0		
	8 „	6,0			
	9 „	5,0			
	10 „	4,7			
	11 „	4,3			
	12 Nacht	4,1			
7. Mai	1 „	4,0			
	2 „	3,6			
	3 „	3,3			
	4 „	2,6			
	5 „	2,6			
	6h früh	2,5	10,5	1,0° aufwärts.	
	7 „	2,5			
	8 „	3,0	12,5		
	9 „	4,3	13,2	0,7 aufwärts.	Sonnenschein, mit Papierschirm abgeschattet.
	10 „	3,6	14,0	1,7 aufwärts.	
	11 „	5,0	14,2	0,2 aufwärts.	
	12 Mittag	5,2	15,3	1,1 aufwärts.	
	1 „	4,5		0,8 abwärts.	
	2 „	3,6			
	3 „	2,8	12,7		

6.

Fritillaria imperialis.

Etiolirte Pflanze frei im finstern Zimmer. Wirkung geringer Temperaturschwankung. Grosse und tägliche Periode. Beobachtet mittelst des Auxanometers, bei 12maliger Vergrösserung der Zuwachse.

Als das untere Internodium des im Finstern ausgetriebenen Laub-

sprosses 25 mm über der Erde lang war (sämmtliche Laubblätter noch als Knospe zusammenschliessend), wurde der Faden mittelst eines Hackens von Silberdraht unmittelbar unter der Knospe befestigt und die Beobachtung begonnen. — Die Pflanze blieb unbedeckt, ebenso das trockene und feuchte Thermometer (*R*); ein drittes Thermometer steckte in der Erde des Blumentopfes neben der Zwiebel. — Den genau einstündigen Zuwachs-Angaben des Auxanometers entsprechen stündliche Temperaturbeobachtungen von Morgens 8—12 Uhr und Nachmittags 3—6 Uhr; aus jenen sind die dreistündigen Zuwachse, aus diesen die zugehörigen Mitteltemperaturen und psychrometrischen Differenzen berechnet (vergl. wegen der Nachttemperaturen p. 703).

A. Nach dreistündigen Werthen.

Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in je 3 Stunden Millim. am Bogen	Mittel-Temp. °R. Erde	Luft	psychr. Differ.	Bemerkungen
27. März	3—6 Abend	10,7	13,1	13,8	2,1	
	6—9 „	10,7		13,6		
	9—12 Nacht	11,6		13,4		
28. März	12—3 „	15,4		13,2		
	3—6 früh	18,0		13,0		
	6—9 „	20,3	11,4	12,9	2,4	um 8h früh Erde begossen.
	9—12 Mittag	21,6	11,5	12,8	2,8	8—1h Mittag Sonne (d. h. die
	12—3 „	26,5	11,5	12,8	2,8	Sonnenstrahlen treffen die
	3—6 Abend	28,0	11,4	12,4	2,9	Aussenseite der die Süd-
	6—9 „	24,8		11,9		fenster deckenden schwar-
	9—12 Nacht	28,0		11,7		zen Schirme).
29. März	12—3 „	30,0		11,3		
	3—6 früh	29,9		11,0		
	6—9 „	28,3	9,5	11,0	2,2	
	9—12 Mittag	31,7	10,1	11,7	2,4	um 12h Mittag neu eingestellt.
	12—3 „	41,8	11,0	11,7	2,5	
	3—6 Abend	39,0	10,5	11,5	2,8	
	6—9 „	36,7		10,9		
	9—12 Nacht	37,8		10,6		
30. März	12—3 „	39,3		10,4		
	3—6 früh	39,4		10,2		
	6—9 „	41,6	8,6	10,1	2,3	8h früh Erde begossen.
	9—12 Mittag	39,2	9,5	10,7	2,2	
	12—3 „	41,4	9,9	10,8	2,2	
	3—6 Abend	38,0	9,5	10,4	2,3	5h Abend neu eingestellt.
	6—9 „	23,5		10,0		
	9—12 Nacht	26,0		9,8		
31. März	12—3 „	28,5		9,7		
	3—6 früh	31,2		9,5		
	6—9 „	34,7	7,9	9,4	2,0	
	9—12 Mittag	35,8	8,3	9,5	2,0	10h Morgens Erde begossen.
	12—3 „	33,6	8,4	9,5	2,1	
	3—6 Abend	28,3	8,4	9,4	2,2	um 4h Abend neu eingestellt.
	6—9 „	21,5		9,0		
	9—12 Nacht	22,8		8,8		

Tag	Stunde von—bis	Zuwachse in je 3 Stunden Millim. am Bogen	Mittel-Temp. °R. Erde	Luft	psychr. Differ.	Bemerkungen
1. April	12—3 Nacht	24,6		8,7		
	3—6 früh	25,2		8,5		
	6—9 „	27,3	7,2	8,3	2,1	9h Morgens begossen.
	9—12 Mittag	24,5	7,3	8,4	2,0	
	12—3 „	24,8	8,0	8,7	2,0	
	3—6 Abend	25,8	7,8	8,5	1,9	
	6—9 „	19,5		8,3		
	9—12 Nacht	24,9		8,2		
2. April	12—3 „	24,5		8,0		
	3—6 früh	25,2		7,9		
	6—9 „	26,5	6,6	7,8	1,9	seit 9h im unt. Zimmer geheizt[1]).
	9—12 Mittag	24,1	7,2	8,5	1,9	12h Mittag neu eingestellt.
	12—3 „	17,1	7,5	9,2	2,0	
	3—6 Abend	19,0	7,6	8,9	1,8	
	6—9 „	21,9		8,5		
	9—12 Nacht	23,0		8,4		
3. April	12—3 „	21,5		8,3		
	3—6 früh	22,3		8,2		
	6—9 „	22,2	7,1	8,2	1,8	
	9—12 Mittag	15,0	7,6	8,8	1,6	9—1h Sonne; seit 9h im unt.
	12—3 „	21,4	8,0	9,3	1,7	Zimmer geheizt.
	3—6 Abend	25,9	8,2	9,2	1,7	
	6—9 „	23,5		9,1		
	9—12 Nacht	23,1		9,0		
4. April	12—3 „	28,0		8,9		
	3—6 früh	26,5		8,8		
	6—9 „	27,5	7,8	8,8	1,7	seit 9h im unt. Zimmer geheizt.
	9—12 Mittag	24,3	8,5	9,7	1,8	9—1 Sonne.
	12—3 „	22,3	9,2	10,4	2,0	12h Mittag neu eingestellt.
	3—6 Abend	28,4	9,3	10,5	1,8	
	6—9 „	22,1		10,3		
	9—12 Nacht	17,5		10,2		
5. April	12—3 „	20,6		10,1		
	3—6 früh	20,4		10,0		
	6—9 „	22,8	8,7	10,3	1,9	
	9—12 Mittag	19,8	9,2	10,0	2,0	
	12—3 „	18,9	9,1	9,9	1,9	
	3—6 Abend	17,9	9,0	9,8	1,9	
	6—9 „	10,5		9,6		
	9—12 Nacht	9,9		9,5		
6. April	12—3 „	8,8		9,3		
	3—6 früh	8,8		9,2		
	6—9 „	8,4	8,0	9,0	1,7	
	9—12 Mittag	7,5	8,1	9,0	1,7	
	12—3 „	6,9	8,1	9,0	1,7	
	3—6 Abend	6,6	8,2	8,9	1,7	
	6—9 „	7,3		8,9		
	9—12 Nacht	6,4		8,8		
7. April	12—3 „	6,9		8,8		
	3—6 früh	6,3		8,7		
	6—9 „	6,2	7,6	8,8	1,6	
	9—12 Mittag	5,1	8,7	9,5	1,6	
	12—3 „	6,5	9,1	9,9	1,7	

[1]) Das Zimmer im 2. Stockwerk, wo das Auxanomoter aufgestellt ist, steht durch eine 1 □Fuss grosse Oeffnung mit dem darunter liegenden Zimmer des ersten

Das Internodium hatte am Anfang des Versuchs über der Erde (von der Grenze des oberen Zwiebelrandes bis zur Basis des untersten Laubblattes, wo der Faden eingehakt war) die Höhe von 25 mm; nach Beendigung der Beobachtungen (am 8. April 8 Uhr früh) betrug diese 193,1 mm; der Zuwachs während der Beobachtungsdauer, inklusive der Zeit vom 7. April 3 Uhr Nachmittag bis 8. April 8 Uhr früh betrug also 168 mm. Der oberirdische Theil des Internodiums war vor Beginn des Versuchs durch schwarze Striche in fünf gleichhohe Stücke à 5 mm eingetheilt worden, welche von unten nach oben gezählt, mit den Buchstaben *a*, *b*, *c*, *d*, *e* bezeichnet sein mögen. Nach Beendigung der Beobachtungen waren die Längen dieser Stücke

$a = 19{,}5$ mm; $b = 26{,}5$; $c = 33{,}6$; $d = 45{,}5$; $e = 29{,}5$ mm.

Nach Abzug der ursprünglichen Länge jedes Stückes von 5 mm, erhält man die Zuwachse

für $a = 14{,}5$; $b = 21{,}5$; $c = 28{,}6$; $d = 40{,}5$; $e = 24{,}5$ mm.

Ausserdem war aber während des Versuchs unterhalb *a* ein neues Stück von der Länge 38,5 mm herausgeschoben, durch Verlängerung des in der Zwiebel steckenden Stückes von 32 mm Länge.

Demnach ist das Wachsthum dieses Internodiums ungleichmässig an verschiedenen Querschnitten und zwar in basifugaler Richtung zunehmend; indem sich das in der Zwiebel steckende Stück von 32 mm Länge nur um 38,5 mm, das über der Zwiebel befindliche von 25 mm ursprünglicher Höhe aber um 168 mm verlängerte; an diesem Theil nahm das Wachsthum von *a* bis *d* zu, nur das oberste Stück *e* wuchs langsamer, war aber bei Beendigung des Versuchs noch nicht ausgewachsen.

B. Theil der vorigen Tabelle A.

Tag	Stunde von—bis	z t	z t—4	z t—6
1. April	12—3 Nacht	28	52	89
	3—6 früh	29	56	101
	6—9 „	33	63	119
	9—12 Mittag	29	56	102
	12—3 „	29	53	92
	3—6 Abend	30	57	103
	6—9 „	23	45	85
	9—12 Nacht	30	59	113
2. April	12—3 „	31	61	122
	3—6 früh	32	65	133
	6—9 „	34	67	147

Stockes in Verbindung: dieses wurde, um die Temperatur bei der immer zunehmenden Abkühlung des Wetters, nicht allzustark sinken zu lassen, geheizt; es wurde so eine sehr langsame Erwärmung des Beobachtungsraumes künstlich erzielt.

Tag	Stunde von—bis	z t	z t—4	z t—6
2. April	9—12 Mittag	28	54	96
	12—3 „	18	33	53
	3—6 Abend	21	39	65
	6—9 „	25	49	88
	9—12 Mittag	28	52	96
3. April	12—3 „	26	50	93
	3—6 früh	27	53	101
	6—9 „	27	53	101
	9—12 Mittag	17	31	53
	12—3 „	23	40	65
	3—6 Abend	27	49	81
	6—9 „	26	46	76
	9—12 Nacht	26	46	77
4. April	12—3 „	31	57	96
	3—6 früh	30	55	87
	6—9 „	31	57	98
	9—12 Mittag	25	43	66
	12—3 „	21	35	51
	3—6 Abend	27	44	63
	6—9 „	21	35	51
	9—12 Nacht	17	28	42

C. Grosse Periode aus der Tabelle A berechnet.

Tag	Mittlere Tages-temp. R.	z	z t	z t—4	z t—6
28. März	12,06	182,6	14,5	21,2	27,7
29. „	11,2	275,2	24,6	38,2	53,0
30. „	10,3	288,4	28,0	45,8	67,7
31. „	9,3	236,4	25,4	44,6	71,6
1. April	8,45	196,6	23,3	44,2	80,2
2. „	8,4	181,3	21,6	41,2	75,5
3. „	8,8	174,9	19,6	36,4	62,4
4. „	9,7	196,6	20,2	34,5	53,1
5. „	9,9	140,8	14,2	23,8	36,1
6. „	9,0	60,7	6,7	12,1	20,2

7.

Dahlia variabilis.

Etiolirter Spross im Finstern, d. h. im finstern Zimmer und von einem Zink-Rezipienten umgeben. Verhalten des Wachsthums bei sehr geringer Temperaturschwankung. Beobachtung am Auxanometer; 12fache Vergr. der Zuwachse.

Diese Tabelle enthält die stündlichen Beobachtungen vom 7.—13. Juni, aus denen die betreffenden 3stündigen Angaben der Tabelle 8,

welche vom 2.—16. Juni sich erstreckt, berechnet sind. Die Pflanze, welche schon vom 2.—5. Juni im Finstern, d. h. vom Zinkrezipienten umgeben, aber in einem durch ein Fenster erhellten Zimmer, beobachtet worden war, wurde während der Zeit vom 7.—13. Juni bei noch vollständigerem Schutz gegen Strahlung und Temperaturschwankungen beobachtet, indem sie nicht nur von dem Zinkrezipienten umgeben blieb, sondern auch das Zimmer durch Verschluss der drei Fenster mit schwarzen Schirmen verdunkelt wurde. Der Spross war unter dem 3. Blattpaar an den Faden gekoppelt; das unterste Internodium Anfangs 52 mm, das 2. Internodium 55 mm, das 3. Internodium 15 mm lang; die Zuwachse gelten demnach für dieses dritte Internodium. — Das trockene und nasse Thermometer (°R.) in je einem Zinkrezipienten, gleich dem die Pflanze bedeckenden, steckend, neben der Pflanze aufgestellt. Das nasse Thermometer zeigt um 0,1—0,2 °R. weniger als das trockene.

Tag	Stunde	Zuwachs in Millim. am Bogen	Temp. °R. im Zinkrezipienten.	Tag	Stunde	Zuwachs in Millim. am Bogen	Temp. °R. im Zinkrezipienten
7. Juni	6 Abend		11,1°	9. Juni	4 Nacht	5,5	
	7 „	2,6			5 „	5,2	
	8 „	3,2			6 früh	5,5	
	9 „	5,0			7 „	5,5	10,7°
	10 „	4,6			8 „	5,6	10,8
	11 „	4,0			9 „	5,6	10,8
	12 Nacht	3,6			10 „	5,3	10,9
8. Juni	1 „	3,2			11 „	5,6	11,0
	2 „	3,5			12 Mittag	5,6	11,1
	3 „	3,5			1 „	5,6	
	4 „	3,6			2 „	5,6	
	5 „	3,6			3 „	5,4	11,2
	6 früh	3,0			4 „	5,6	11,3
	7 „	3,1	10,6		5 „	5,6	11,4
	8 „	3,3	10,6		6 Abend	5,6	11,3
	9 „	2,6	10,8		7 „	5,4	
	10 „	3,0	10,9		8 „	5,2	
	11 „	5,6	11,0		9 „	5,3	
	12 Mittag	5,6	11,0		10 „	5,0	
	1 „	6,0			11 „	5,0	
	2 „	5,8	11,2		12 Nacht	5,5	
	3 „	5,5	11,2	10. Juni	1 „	5,5	
	4 „	5,4	11,2		2 „	5,4	
	5 „	5,0	11,2		3 „	5,0	
	6 Abend	5,2	11,2		4 „	5,5	
	7 „	5,4			5 „	5,4	
	8 „	4,5			6 früh	5,7	
	9 „	4,8			7 „	5,7	10,8
	10 „	4,8			8 „	5,0	11,0
	11 „	5,0			9 „	6,0	11,2
	12 Nacht	5,0			10 „	5,8	11,4
9. Juni	1 „	5,0			11 „	6,0	
	2 „	4,6			12 Mittag	6,1	11,5
	3 „	5,0			1 „	6,0	

Tag	Stunde	Zuwachs in Millim. am Bogen	Temp. °R. im Zinkrezipienten	Tag	Stunde	Zuwachs in Millim. am Bogen	Temp. °R. im Zinkrezipienten
10. Juni	2 Mittag	5,5		11. Juni	12 Nacht	5,0	
	3 „	6,5	11,6	12. Juni	1 „	5,2	
	4 „	neu eingestellt	12,0		2 „	4,6	
					3 „	4,7	
	5 „	4,4	11,7		4 „	4,7	
	6 Abend	4,5	11,7		5 „	4,5	
	7 „	4,6			6 früh	4,8	
	8 „	4,8			7 „	5,0	
	9 „	5,2			8 „	5,0	11,9
	10 „	6,0			9 „	5,3	12,1
	11 „	7,0			10 „	5,3	
11. Juni	12 Nacht	6,0			11 „	5,4	12,2
	1 „	5,8			12 Mittag	5,0	12,2
	2 „	6,0			1 „	5,0	
	3 „	6,0			2 „	4,6	12,3
	4 „	6,0			3 „	4,8	12,3
	5 „	6,2			4 „	5,3	12,3
	6 früh	6,0			5 „	4,6	12,3
	7 „	6,3			6 Abend	4,4	12,3
	8 „	6,5	11,6		7 „	4,3	
	9 „	7,0	11,8		8 „	5,3	
	10 „	7,2	12,0		9 „	5,0	
	11 „	7,0	12,2		10 „	4,8	
	12 Mittag	6,5	12,6		11 „	4,4	
	1 „	6,4			12 Nacht	4,3	
	2 „	5,8		13. Juni	1 „	5,3	
	3 „	5,2	12,3		2 „	5,4	
	4 „	4,6			3 „	5,0	
	5 „	4,7			4 „	5,0	
	6 Abend	4,6			5 „	4,6	
	7 „	4,6			6 früh	5,0	
	8 „	4,5			7 „	5,4	12,0
	9 „	4,3			8 „	5,6	12,1
	10 „	4,2			9 „	5,0	12,1
	11 „	4,6					

8.

Dahlia variabilis.

Etiolirte Pflanze im Finstern. Einwirkung sehr geringer Strahlung und kleiner Temperaturschwankungen auf das Wachsthum. Beobachtungen am Auxanometer; 12malige Vergr. der Zuwachse.

Die hier folgende Tabelle umfasst drei Beobachtungsreihen an einem und demselben etiolirten Spross, um den Einfluss mehr oder minder vollkommenen Schutzes gegen Licht- und Wärmestrahlung so wie gegen Temperaturschwankungen kennen zu lernen. — Während der ersten und dritten Beobachtungsreihe war die Pflanze nur von einem Zinkrezipienten umgeben, das Zimmer aber durch ein Südfenster erleuchtet, doch so, dass direktes Sonnenlicht den Apparat nicht treffen konnte; während der zweiten Beobachtungsreihe wurden alle drei Fenster mit schwarzen Schirmen bedeckt. —

Die beiden Thermometer (*R*) steckten mit ihren unteren Theilen in Zinkrezipienten, von gleicher Form und Grösse, wie der die Pflanze bedeckende; das nasse zeigte beständig 0,1—0,3 °R. weniger als das trockene. — Die Blätter der Pflanze waren bis zur Knospe abgeschnitten, an den Schnittflächen wurde während der ganzen Beobachtungszeit beständig Wasser ausgeschieden. — Bei der ersten Beobachtungsreihe war der Faden unter dem zweiten, bei der zweiten unter dem dritten, bei der dritten unter dem vierten Blattpaar befestigt; das zugehörige (resp. 2., 3., 4.) Internodium war am Anfang jeder Reihe jedesmal 15 mm lang; doch wuchsen auch die unteren Internodien noch mit. — Die dreistündigen Angaben der Tabelle sind aus den einstündigen Beobachtungen berechnet (wegen der Nachttemperaturen vergl. p. 703).

Reihe A.

Diffuses Tageslicht durch ein Südfenster; Pflanze unter Zinkrezipienten.

Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Mill. am Bogen	3stündige Temperaturmittel °R.	Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Mill. am Bogen	3stündige Temperaturmittel °R.
2. Juni	12—3 Mittag	12,1	15,3	4. Juni	12—3 Nacht	15,9	13,3
	3—6 Abend	10,0	14,9		3—6 früh	17,4	13,2
	6—9 „	15,6	14,4		6—9 „	13,0	13,0
	9—12 Nacht	19,8	14,2		9—12 Mittag	13,4	13,0
3. Juni	12—3 „	23,6	14,0		12—3 „	13,0	12,7
	3—6 früh	26,8	13,8		3—6 Abend	11,6	12,3
	6—9 „	26,5	14,1		6—9 „	10,7	12,1
	9—12 Mittag	21,2	14,5		9—12 Nacht	12,3	12,0
	12—3 „	18,4	14,4	5. Juni	12—3 „	14,6	11,9
	3—6 Abend	14,4	14,0		3—6 früh	15,2	11,8
	6—9 „	14,2	13,8		6—9 „	12,9	11,7
	9—12 Nacht	17,0	13,5		9—12 Mittag	11,5	11,9

Reihe B.

Zimmer verfinstert; Pflanze im Zinkrezipienten.

Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Mill. am Bogen	3stündige Temperaturmittel °R.	Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Mill. am Bogen	3stündige Temperaturmittel °R.
7. Juni	6—9 Abend	10,8	11,0°	9. Juni	12—3 Nacht	14,6	10,9
	9—12 Nacht	12,2	10,9		3—6 früh	16,2	10,8
8. Juni	12—3 „	10,2	10,8		6—9 „	16,7	10,8
	3—6 früh	10,2	10,7		9—12 Mittag	16,5	10,9
	6—9 „	9,0	10,7		12—3 „	16,6	11,1
	9—12 Mittag	14,2	10,9		3—6 Abend	16,8	11,3
	12—3 „	17,3	11,1		6—9 „	15,9	11,3
	3—6 Abend	15,6	11,2		9—12 Nacht	15,5	11,1
	6—9 „	14,7	11,2	10. Juni	12—3 „	15,9	11,0
	9—12 Nacht	14,8	11,1		3—6 früh	16,6	10,9

Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Mill. am Bogen	3stündige Temperaturmittel °R.	Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Mill. am Bogen	3stündige Temperaturmittel °R.
10. Juni	6—9 früh	16,7	11,0	11. Juni	9—12 Nacht	13,8	11,9
	9—12 Mittag	17,9	11,4	12. Juni	12—3 „	14,5	11,8
	12—3 „	18,0	11,6		3—6 früh	14,0	11,7
	3—6 Abend	13,3	11,7		6—9 „	15,3	11,8
	6—9 „	14,6	11,6		9—12 Mittag	15,7	12,2
	9—12 Nacht	19,0	11,6		12—3 „	14,4	12,3
11. Juni	12—3 „	17,8	11,6		3—6 Abend	14,3	12,3
	3—6 früh	18,2	11,6		6—9 „	14,6	12,3
	6—9 „	19,8	11,7		9—12 Nacht	13,5	12,2
	9—12 Mittag	20,7	12,2	13. Juni	12—3 „	15,7	12,1
	12—3 „	17,4	12,4		3—6 früh	14,6	12,0
	3—6 Abend	13,9	12,2		6—9 „	16,0	12,1
	6—9 „	13,4	12,1				

Reihe C.

Diffuses Tageslicht durch ein Südfenster; Pflanze im Zinkrezipienten.

Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Mill. am Bogen	3stündige Temperaturmittel °R.	Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Mill. am Bogen	3stündige Temperaturmittel °R.
14. Juni	12—3 Mittag	14,5	14,5°	15. Juni	3—6 Abend	14,3	15,6
	3—6 Abend	8,7	14,2		6—9 „	16,3	15,3
	6—9 „	8,2	13,9		9—12 Nacht	17,3	15,3
	9—12 Nacht	8,8	13,9	16. Juni	12—3 „	17,3	15,2
15. Juni	12—3 „	12,0	13,9		3—6 früh	17,5	15,1
	3—6 früh	12,0	13,8		6—9 „	16,4	15,3
	6—9 „	11,6	14,2		9—12 Mittag	15,8	16,6
	9—12 Mittag	9,7	15,3		12—3 „	14,2	17,0
	12—3 „	10,8	15,8		3—6 Abend	13,5	16,9

9.

Dahlia variabilis.

Etiolirte Pflanze im Finstern. Tägliche und grosse Periode des Wachsthums. Ablesung der Zuwachse am Maassstab mittelst Zeigers am Faden (vergl. p. 689).

Der im Finstern erwachsene Spross wurde nach Ankoppelung des Fadens mit einem Zinkrezipienten umgeben; der Apparat stand dicht an einem Nordfenster, neben ihm die beiden Thermometer (C°), das trockene und nasse, in je eine auf feuchter Erde stehende tubulirte Glasglocke eingesenkt; das nasse Thermometer zeigte Morgens um 7—8^h um 0,2° C.,

Mittags um 0,3°, Abends meist 0,3 °C. weniger als das trockene[1]). Bei Anfang des Versuchs war das unterste Internodium 17 mm, das zweite 36 mm, das dritte, an dessen oberem Ende der Faden befestigt war, 4 mm lang; nach Beendigung der Beobachtungen zeigte sich, dass das erste um 1 mm, das zweite um 124 mm, das dritte um 100 mm sich verlängert hatte; die Zuwachsangaben beziehen sich also fast ausschliesslich auf die beiden jüngeren Internodien.

Tag	Stunde der Ablesung	Mittlere Temp. °C. in diesem Zeitraume	Zuwachs im Mittel pro Stunde	Zuwachs in 24 Stunden	Mittlere Tages-temperatur
			mm		
27. April	von 6h Abend bis 8h früh	14,1°	0,60		
	12 Mittag	14,7	0,75	16,5 mm	14,55
	6 Abend	15,5	0,88		
28. April	8 früh	14,6	0,92		
	12 Mittag	14,4	0,97	22,8 mm	14,6
	6 Abend	14,9	1,00		
29. April	8 früh	14,2	1,11		
	12 Mittag	15,0	1,50	30,1 mm	14,7
	6 Abend	15,5	1,43		
30. April	8 früh	14,7	1,59		
	12 Mittag	15,4	0,77	34,8 mm[2])	15,0
	5 Abend	15,5	1,60		
1. Mai	7 früh	14,4	1,28		
	12 Mittag	14,4	1,84	32,8 mm	14,5
	6 Abend	15,0	1,20		
2. Mai	7 früh	14,1	1,12		
	12 Mittag	14,3	1,44	28,8 mm	14,3
	6 Abend	14,8	1,17		
3. Mai	7 früh	14,0	1,07		
	12 Mittag	14,2	1,35	26,8 mm	14,3
	6 Abend	15,1	1,02		
4. Mai	9 früh	14,3	0,75		
	12 Mittag	14,6	1,00	18,9 mm	14,7
	6 Abend	15,6	0,77		
5. Mai	7 früh	14,0	0,70		
	12 Mittag	14,1	0,52	13,1 mm	14,3
	6 Abend	15,2	0,25		

10.

Aquilegia viscosa.

Grüne Pflanze im Licht. Differenz des Wachsthums bei Tag und Nacht unter dem Einfluss von Licht- und Temperaturschwankung. Beobachtung mittelst Zeigers am Faden (p. 690).

Die Pflanze war im Topf erwachsen und hatte vor dem Versuch einige Wochen im Freien gestanden. — Zur Beobachtung diente der Blüthenstengel,

[1]) Die Temperaturen wurden von früh 7 oder 8h bis Mittag und von 3h bis Abends 6h stündlich notirt, danach die Mittel für die drei Tageszeiten berechnet.

[2]) Wegen der Beobachtung 5h Abends statt 6h Abends am 30. Mai ist der an diesem Tage beobachtete Zuwachs von 33,3 um 1,5 mm vermehrt, der des folgenden von 34,3 um 1,5 mm vermindert worden.

der oben einige junge Blüthenknospen trug; das unterste gestreckte Internodium desselben (oberhalb der Laubrosette am Boden) war bei Beginn des Versuches 45 mm, das zweite 65 mm, das dritte 11 mm lang; unter dem Blatt dieses Internodiums wurde der Faden befestigt. — Der Apparat stand an einem Nordfenster, ein Spiegel, diesem Parallel dicht hinter der Pflanze aufgestellt, verhinderte die heliotropische Krümmung vollständig. — Die beiden Thermometer hingen nahe neben der Pflanze und wurden von Morgens bis Abends (mit Ausschluss von 1 und 2 Uhr Nachmittag) stündlich abgelesen; das nasse Thermometer zeigte Morgens um 7 Uhr 1,9° bis 1,8° weniger, die Differenz stieg bis Mittag auf 2,9° oder 2,5° und erhielt sich bis zum Abend so.

Tag	Tageszeit	Stunde von—bis	Zuwachs Mittel pro Stunde	Mittel-Temperatur °C	Beleuchtung
			mm		
3. Mai	Nacht	6 Ab.—7 Fr.	0,80	14,0°	
	Vormittag	7 Fr.—12 M.	0,56	14,6	hell
	Nachmittag	12 M.—6 Ab.	0,95	15,5	hell
4. Mai	Nacht	6 Ab.—9 Fr.	1,31	14,9	
	Vormittag	9 Fr.—12 M.	1,10	14,8	trüb
	Nachmittag	12 M.—6 Ab.	1,23	15,6	hell
5. Mai	Nacht	6 Ab.—7 Fr.	1,17	14,6	
	Vormittag	7 Fr.—12 M.	0,92	14,4	trüb
	Nachmittag	12 M.—6 Ab.	1,10	14,8	trüb
6. Mai	Nacht	6 Ab.—8 Fr.	1,60	14,0	
	Vormittag	8 Fr.—12 M.	1,50	14,5	trüb
	Nachmittag	12 M.—7 Ab.	0,47	14,8	trüb
7. Mai	Nacht	7 Ab.—8 Fr.	0,91	14,1	
	Vormittag	8 Fr.—12 M.	0,90	15,0	hell
	Nachmittag	12 M.—5 Ab.	1,06	15,3	hell
8. Mai	Nacht	5 Ab.—7 Fr.	1,00	14,4	
	Vormittag	7 Fr.—12 M.	0,72	14,8	trüb
	Nachmittag	12 M.—6 Ab.	0,90	15,0	trüb
9. Mai	Nacht	6 Ab.—7 Fr.	0,91	14,1	
	Vormittag	7 Fr.—12 M.	0,58	14,3	trüb
	Nachmittag	12 M.—6 Ab.	0,82	14,8	hell
10. Mai	Nacht	6 Ab.—7 Fr.	0,8	13,9	
	Vormittag	7 Fr.—12 M.	0,52	14,3	hell
	Nachmittag	12 M.—6 Ab.	0,87	15,3	hell

11.

Dahlia variabilis.

Grüne Pflanze im Lichte (Taf. V). Tägliche Periode unter dem Einfluss von Licht- und Temperaturschwankung. Beobachtung am Auxanometer; 12malige Vergr. der Zuwachse.

Der Faden wurde unter dem dritten Blattpaar befestigt, dieses sowie die beiden unteren Paare abgeschnitten; die Schnittwunden bluteten be-

ständig während der Beobachtungszeit. — Die Pflanze stand 2 m vom Ost- und Südfenster entfernt, und erhielt nur diffuses Tageslicht; um die Morgensonne abzuhalten, wurde täglich Abends um 6 Uhr das Ostfenster mit einem schwarzen Schirm verstellt, der Morgens um 6 Uhr wieder entfernt wurde; zwei dicht hinter der Pflanze, den beiden Fenstern parallel aufgestellte Spiegel hinderten die heliotropische Krümmung vollständig. — Zur Beseitigung allzugrosser Schwankungen der psychrometrischen Differenz und Erhaltung einer höheren Luftfeuchtigkeit wurden täglich Morgens um 7 Uhr die Dielen des Zimmers mit Wasser besprengt. — Die beiden Thermometer hingen frei neben der Pflanze.

A. Stündliche Beobachtungen.

Tag	Stunde	Zuwachs in 1 St. Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
23. Mai	8 früh		12,8	2,5	
	9 „	7,3	13,3	2,5	
	10 „	5,6	14,0		sehr hell.
	11 „	5,2	14,3	2,8	
	12 Mittag	5,5	15,5	2,8	
	1 „	6,0			
	2 „	5,8			
	3 „	5,4	14,1	2,7	hell.
	4 „	4,5	13,9	2,6	
	5 „	5,0	13,9	2,7	
	6 Abend	4,5	13,8	2,6	
	7 „	3,5			
	8 „	6,5			
	9 „	9,2			
	10 „	6,0			
	11 „	5,2			
	12 Nacht	6,5			
24. Mai	1 „	6,6			
	2 „	7,1			
	3 „	6,5			
	4 „	7,3			
	5 „	7,6			
	6 früh	8,0	12,5		
	7 „	11,8	13,5	2,5	
	8 „	16,0	14,9	2,5	
	9 „	7,8	15,2	3,0	
	10 „	8,5	15,2	2,4	
	11 „	12,4	15,2	2,4	
	12 Mittag	9,6	15,2	2,3	sehr hell.
	1 „	8,3	15,2	2,2	
	2 „	7,2			
	3 „	6,3	14,8	2,3	
	4 „	6,5	14,7	2,2	
	5 „	4,3	14,6	2,2	
	6 Abend	6,0	14,5	2,4	
	7 „	7,3			
	8 „	12,5			
	9 „	9,5			
	10 „	10,0			

Tag	Stunde	Zuwachs in 1 St. Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
24. Mai	11 Abend	10,0			
	12 Nacht	11,0			
25. Mai	1 „	11,9			
	2 „	11,2			
	3 „	12,2			
	4 „	13,5			
	5 „	13,5			
	6 früh	13,5	13,5		
	7 „	16,5	14,3	1,4	
	8 „	19,3	15,3	2,1	
	9 „	10,5	15,7	2,4	sehr hell.
	10 „	16,3	15,8	2,0	
	11 „	15,0	15,9	1,9	
	12 Mittag	13,2	15,9	2,1	
	1 „	11,5			
	2 „	9,0			
	3 „	6,6	15,6	2,1	
	4 „	5,0			hell.
	5 „	5,5			
	6 Abend	4,8	15,1		
	7 „	4,5			
	8 „	6,5	14,9	1,6	
	9 „	11,0			
	10 „	14,0			
	11 „	11,0			
	12 Nacht	12,8			
26. Mai	1 „	13,0			
	2 „	12,3			
	3 „	15,0			
	4 „	14,0			
	5 „				
	6 früh	Neu ein-	13,8		
	7 „	gestellt			
	8 „		16,2	2,4	
	9 „	8,4	16,7	2,4	sehr hell.
	10 „	16,7	16,7	2,3	
	11 „	16,5	16,8	2,1	
	12 Mittag	13,0	16,9	2,2	
	1 „	9,0			
	2 „	7,0			
	3 „	5,6	16,7	2,4	
	4 „	6,0	16,5	2,3	hell.
	5 „	4,5	16,4	2,2	
	6 Abend	3,8	16,2	1,9	
	7 „	5,2			
	8 „	11,7			
	9 „	13,0			
	10 „	11,5			
	11 „	8,8			
	12 Nacht	8,5			
27. Mai	1 „	7,0			
	2 „	15,2			
	3 „	17,0			
	4 „	15,3			
	5 „	17,5			
	6 früh	19,5	14,7		sehr hell.
	7 „	23,5	15,7		

Tag	Stunde	Zuwachs in 1 Std. Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
27. Mai	8 früh	15,5	16,9	1,9	
	9 „	11,0	17,3	2,0	
	10 „	13,0	17,5	2,0	
	11 „	8,4	17,8	2,0	sehr hell.
	12 Mittag	4,5	17,8	2,1	
	1 „	3,0			
	2 „	1,0			
	3 „	1,2	17,2	2,0	

B. Dreistündige Werthe nach der Tabelle A berechnet.

Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 Std. Millim. am Bogen	Mittel-Temp. °R. der drei Stunden	z t—10
23. Mai	9—12 Mittag	16,3	14,3	38
	12—3 „	17,2	14,8	35
	3—6 Abend	14,0	13,9	36
	6—9 „	19,2	13,6	53
	9—12 Nacht	17,7	13,3	54
24. Mai	12—3 „	20,2	13,0	67
	3—6 früh	22,9	12,7	85
	6—9 „	35,6	14,0	89
	9—12 Mittag	30,5	15,2	58
	12—3 „	21,8	15,1	43
	3—6 Abend	16,8	14,6	36
	6—9 „	29,3	14,4	67
	9—12 Nacht	31,0	14,1	76
25. Mai	12—3 „	35,3	13,9	91
	3—6 früh	40,5	13,6	112
	6—9 „	46,3	14,7	98
	9—12 Mittag	44,5	15,8	76
	12—3 „	27,1	15,7	47
	3—6 Abend	15,3	15,4	28
	6—9 „	22,0	15,0	44
	9—12 Nacht	37,8	14,6	82
26. Mai	12—3 „	40,3	14,3	94
	3—6 früh	neu ein-		
	6—9 „	gestellt		
	9—12 Mittag	46,2	16,8	68
	12—3 „	21,6	16,8	32
	3—6 Abend	14,3	16,4	22
	6—9 „	29,9	16,0	49
	9—12 Nacht	28,8	15,6	51
27. Mai	12—3 „	39,2	15,1	77
	3—6 früh	52,3	14,9	107
	6—9 „	50,0	16,1	81
	9—12 Mittag	25,9	17,6	34
	12—3 „	5,2	17,5	0,7

12.

Dahlia variabilis.

Grüne Pflanze im Licht (Taf. VI). Tägliche Periode unter dem Einfluss der Licht- und Temperaturschwankung. Beobachtung am Auxanometer; 12malige Vergrösserung der Zuwachse.

Bei einem am Südfenster erwachsenen Spross, dessen erstes, zweites und drittes Internodium bereits aufgehört hatten zu wachsen, war das 4. Internodium 50 mm lang und noch im Wachsthum begriffen, das 5. 7 mm lang, begann eben kräftig sich zu verlängern; dieses wurde unter seinem Blattpaar angekoppelt; die verzeichneten Zuwachse beziehen sich also auf das 4. und 5. Internodium; am Ende des Versuchs, nach 136 Stunden war das 4. Internodium 101 mm, das 5. 43 mm lang; der Zuwachs beider zusammen genommen betrug also 87 mm direkt mit dem Maassstab gemessen; die Summe der stündlichen Messungen dividirt durch 12 ergiebt aber 90,5 mm Zuwachs; die Differenz von 3,5 mm kommt zum Theil auf die Ungenauigkeit der direkten vier Messungen, z. Th. auf die kleinen Fehler bei den 136 Messungen der stündlichen Zuwachse auf dem berussten Papier. — Die Pflanze stand während der Beobachtung je 2 m vom Ost- und Südfenster entfernt und erhielt Tags nur diffuses Licht; um das direkte Sonnenlicht am Morgen abzuhalten, wurde das Ostfenster täglich um 7 Uhr Abends mit einem schwarzen Schirm verstellt, der am folgenden Morgen um 7 Uhr, wenn die Sonnenstrahlen die Pflanze nicht mehr treffen konnten, wieder entfernt wurde. Zwei Spiegel, dicht hinter der Pflanze, den beiden Fenstern parallel aufgestellt, hinderten die heliotropische Krümmung vollständig. — Zur Beseitigung allzustarker Schwankungen der psychrometrischen Differenz in der Umgebung der nicht bedeckten Pflanze wurden bei Beginn des Versuchs, dann täglich Morgens um 7 Uhr, einigemal auch nach Mittag die Dielen des Zimmers mit Wasser übergossen; das trockene und nasse Thermometer hingen nahe neben der Pflanze, deren Blätter ausserhalb der Knospe abgeschnitten waren.

A. Stündliche Beobachtungen.

Tag	Stunde	Zuwachs in 1 Std. Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
19. Juni	5—6 Abend	3,0	17,6	2,1	trüb
	7 Abend	3,0	17,1	2,1	trüb
	8 „	3,3			
	9 „	4,8			
	10 „	5,0			
	11 „	4,8			
	12 „	4,0			
20. Juni	1 Nacht	5,0			

Tag	Stunde	Zuwachs in 1 Std. Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
20. Juni	2 Nacht	5,0			
	3 „	5,8			
	4 „	6,1			
	5 „	5,8			
	6 „	4,3			
	7 „	6,5	16,5	1,5	trüb.
	8 früh	8,0	17,3	2,1	
	4 „	14,0	17,3	2,1	
	10 „	14,3	17,2	2,0	heiter.
	11 „	15,6	17,5	2,0	
	12 Mittag	10,0	17,3	2,0	
	1 „	7,1	17,4	2,0	
	2 „	4,8			trüb.
	3 „	3,4	17,3	2,0	
	4 „	2,2	17,2	2,0	
	5 „	2,4			
	6 Abend	2,5	16,5	1,9	
	7 „	4,3	16,4	1,8	
	8 „	5,1			
	9 „	6,5			
	10 „	5,8			
	11 „	7,3			
	12 Nacht	8,1			
21. Juni	1 „	8,8			
	2 „	9,6			
	3 „	10,8			
	4 „	11,5			
	5 „	12,5			
	6 früh	13,5			
	7 „	15,5	15,7	2,7	hell.
	8 „	12,4	17,6	2,4	
	9 „	12,5	16,5	2,1	
	10 „	17,0			trüb.
	11 „	10,5			
	12 Mittag	10,3	16,9	2,2	
	1 „	7,0			
	2 „	5,5	16,6	2,0	
	3 „	neu eingestellt	16,3	2,0	
	4 „	4,5	16,2	1,7	trüb.
	5 „	4,2			
	6 Abend	3,5	15,8	1,5	
	7 „	5,6	15,7	1,4	
	8 „	5,0			
	9 „	11,0			
	10 „	9,0			
	11 „	9,0			
	12 Nacht	9,2			
22. Juni	1 „	10,4			
	2 „	11,0			
	3 „	11,5			
	4 „	12,0			
	5 „	11,6			
	6 früh	11,0			
	7 „	12,4	15,5	2,1	heiter.
	8 „	12,5	16,5	2,3	
	9 „	11,0	15,9	1,9	
	10 „	12,2	15,8	1,9	

Tag	Stunde	Zuwachs in 1 Std. Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
22. Juni	11 früh	12,6	15,8	2,2	
	12 Mittag	10,0	16,1	2,2	
	1 „	7,2			
	2 „	5,2			
	3 „	4,5	16,1	2,2	heiter.
	4 „	4,0	15,8	1,8	
	5 „	3,6	15,8	1,7	
	6 Abend	3,0	15,6	1,6	
	7 „	4,3	15,4	1,5	
	8 „	7,0			
	9 „	11,0			
	10 „	9,5			
	11 „	7,5			
23. Juni	12 Nacht	8,0			
	1 „	10,8			
	2 „	10,4			
	3 „	11,6			
	4 „	12,0			
	5 „	11,2			
	6 früh	10,6			
	7 „	11,5	15,4	1,5	
	8 „	13,5	16,9	1,6	
	9 „	12,4	16,8	1,5	
	10 „	neu eingestellt	16,5	1,6	heiter.
	11 „	13,5			
	12 Mittag	7,8	16,5	1,3	
	1 „	3,5			
	2 „	3,5			
	3 „	3,0	16,5	1,4	
	4 „	2,6	16,2	1,3	
	5 „	3,5			trüb.
	6 Abend	2,5	15,9	1,3	
	7 „	4,2	15,8	1,3	
	8 „	7,2			
	9 „	8,0			
	10 „	8,0			
	11 „	7,5			
24. Juni	12 Nacht	8,5			
	1 „	9,6			
	2 „	10,2			
	3 „	10,4			
	4 „	11,0			
	5 „	11,5			
	6 früh	10,8			
	7 „	11,5	15,1	1,3	
	8 „	12,3			
	9 „	9,0	15,6	1,5	
	10 „	9,5	16,1	1,7	
	11 „	9,5	16,0	1,6	
	12 Mittag	7,6	16,4	1,8	
	1 „	5,0			trüb.
	2 „	5,3			
	3 „	4,0	16,4	1,3	
	4 „	2,0	16,4	1,3	
	5 „	1,8			
	6 Abend	3,0	15,9	1,2	
	7 „	4,2	15,8	1,1	

Tag	Stunde	Zuwachs in 1 St. Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
24. Juni	8 Abend	6,5			
	9 „	8,6			
	10 „	6,0			
	11 „	5,8			
	12 Nacht	6,8			
25. Juni	1 „	7,5			
	2 „	8,0			
	3 „	9,0			
	4 „	9,0			
	5 „	9,0			
	6 früh	9,5			
	7 „	11,5	15,3	1,3	
	8 „	10,2	15,2	1,3	
	9 „	9,0	15,2	1,3	

B. Dreistündige Werthe nach der Tabelle A berechnet.

Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Millim. am Bogen	Temp. während des dreistünd. Zeitraumes.	in runden Zahlen z t—10	in runden Zahlen z t—15
19. Juni	6—9 Abend	11,1	17,2	15	5
	9—12 Nacht	13,8	17,0	19	7
20. Juni	12—3 „	15,8	16,9	23	8
	3—6 früh	16,2	16,7	24	9
	6—9 „	28,5	16,9	41	15
	9—12 Mittag	39,9	17,3	54	17
	12—3 „	15,3	17,3	21	7
	3—6 Abend	7,1	17,0	10	3,5
	6—9 „	15,9	16,4	25	11
	9—12 Nacht	21,2	16,2	34	18
21. Juni	12—3 „	29,2	16,0	48	29
	3—6 früh	37,5	15,8	65	47
	6—9 „	40,4	16,6	63	29
	9—12 Mittag	37,8	16,7	56	22
	12—3 „	17,5	16,6	26	11
	3—6 Abend	12,2	16,1	20	11
	6—9 „	21,6	15,7	38	31
	9—12 Nacht	27,2	15,6	48	32
22. Juni	12—3 „	32,9	15,6	59	55
	3—6 früh	34,6	15,5	63	69
	6—9 „	35,9	15,9	61	39
	9—12 Mittag	34,8	15,9	59	39
	12—3 „	16,9	16,1	28	15
	3—6 Abend	10,6	15,8	18	13
	6—9 „	22,3	15,4	41	56
	9—12 Nacht	25,0	15,4	46	62
23. Juni	12—3 „	32,8	15,4	61	82
	3—6 früh	33,8	15,4	63	84
	6—9 „	37,4	16,1	61	34
	9—12 Mittag	34,3	16,6	52	21
	12—3 „	10,0	16,5	15	7
	3—6 Abend	8,6	16,2	14	7

Tag	Stunde von—bis	Zuwachs in 3 St. Millim. am Bogen	Temp. während des dreistünd. Zeitraumes	in runden Zahlen z t—10	z t—15
23. Juni	6—9 Abend	19,4	15,8	33	24
	9—12 Nacht	24,0	15,6	43	40
24. Juni	12—3 „	30,2	15,4	56	75
	3—6 früh	33,3	15,2	64	166
	6—9 „	32,8	15,3	62	109
	9—12 Mittag	26,6	16,0	44	27
	12—3 „	14,3	16,4	22	10
	3—6 Abend	6,8	16,2	11	6
	6—9 „	18,7	15,8	32	23
	9—12 Nacht	18,6	15,7	33	26
25. Juni	12—3 „	24,5	15,5	44	49
	3—6 früh	27,5	15,4	51	69
	6—9 „	30,7	15,2	59	153

13.

Polemonium reptans.

Grüne Pflanze im Licht (Taf. VII). Tägliche Periode unter dem Einfluss der Licht- und Temperaturschwankung. Beobachtung am Auxanometer; 12malige Vergr. der Zuwachse.

Die Pflanze hatte im Topf überwintert; die Sprosse wurden bis auf einen mit sechs gefiederten Blättern versehenen Blütenstengel weggeschnitten; an diesem wurde der Faden über dem 6. Blatt dicht unter der Knospe befestigt. Die Gesammtfläche der 6 Blätter nach beendigtem Versuch mittels einer getheilten Glasscheibe gemessen, betrug annähernd 25 Quadratcentimeter. Der Stengel hatte von der Basis bis zum Befestigungspunkt des Fadens am Anfang des Versuchs 81,5 mm Höhe; eine mit schwarzen Strichen angedeutete Theilung desselben in gleiche Stücke zeigte am Ende des Versuchs, dass das untere 21 mm lange Stück gar nicht mehr gewachsen war, die anderen aber um so mehr, je näher sie dem Gipfel lagen; das Wachsthum war also ein entschieden basifugales. — Der Topf stand während der Beobachtung in einem, ihn eng umschliessenden Blechgefäss und war mit einem den Stengel durchlassenden halbirten Glasdeckel bedeckt. — Die Pflanze, sowie die beiden in ihrer Nähe befindlichen Thermometer waren der Luft des Zimmers frei ausgesetzt. — Die Beleuchtung erfolgte vorwiegend durch das 1 m entfernte Südfenster, zum Theil durch das 2 m entfernte Ostfenster; direkte Sonnenstrahlen wurden von der Pflanze wie von den Thermometern durch einen Papierschirm, der aber noch sehr helles Licht durchliess, abgehalten.

A. Stündliche Beobachtungen.

Tag	Stunde	Zuwachs Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
23. April	11 früh		11,9	1,8	
	12 Mittag	6,0	11,8	1,7	trüb.
	1 „	3,3			trüb.
	2 „	3,0			
	3 „	1,5	12,0	1,8	heiter.
	4 „	1,5	12,0	1,7	heiter.
	5 „	1,7			heiter.
	6 Abend	1,5	11,7	1,8	
	7 „	2,8			
	8 „	1,5			
	9 „	1,5			
	10 „	1,3			
	11 „	2,0			
	12 Nacht	2,5			
24. April	1 „	2,7			
	2 „	3,0			
	3 „	3,2			
	4 „	3,5			
	5 „	3,5			
	6 früh	3,8			
	7 „	3,3	11,0	1,7	
	8 „	3,5	11,3	1,7	trüb.
	9 „	3,2	11,3	1,7	trüb.
	10 „	2,2	11,4	1,8	trüb.
	11 „	2,2	11,6	1,8	trüb.
	12 Mittag	3,8	11,8	1,9	seit 11h 30m Sonne hinter Schirm.
	1 „	3,1			heiter.
	2 „	2,6			heiter.
	3 „	2,8	12,1	1,9	trüb.
	4 „	3,3	11,9	2,0	heiter.
	5 „	1,8	11,8	1,8	heiter.
	6 Abend	1,5	11,8	1,9	heiter.
	7 „	1,0			
	8 „	1,2			
	9 „	1,5			
	10 „	1,5			
	11 „	1,5			
	12 Nacht	1,7			
25. April	1 „	2,0			
	2 „	1,6			
	3 „	2,0			
	4 „	2,0			
	5 „	2,4			
	6 früh	2,7			
	7 „	2,1	10,8	1,6	
	8 „	2,0	10,9	1,6	sehr trüb.
	9 „	1,8	11,1	1,8	sehr trüb.
	10 „	1,5	10,9	1,6	sehr trüb.
	11 „	1,6	11,0	1,7	sehr trüb.
	12 Mittag	1,5	11,4	1,8	sehr trüb.
	1 „	2,2			heiter.
	2 „	3,6			heiter.
	3 „	2,5	11,6	1,9	heiter.
	4 „	2,0	11,7	1,9	heiter.
	5 „	1,0	11,5	1,9	heiter.

Tag	Stunde	Zuwachs Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
25. April	6 Abend	1,0	11,4	1,9	heiter.
	7 „	2,0			
	8 „	2,3			
	9 „	2,2			
	10 „	3,5			
	11 „	3,8			
	12 Nacht	4,2			
26. April	1 „	3,8			
	2 „	4,0			
	3 „	4,2			
	4 „	4,8			
	5 „	5,5			
	6 früh	5,7			
	7 „	3,5	10,7	1,9	heiter.
	8 „	3,5	11,0	1,9	
	9 „	3,5	11,8	2,0	Sonne auf dem Schirm.
	10 „	3,6	12,0	2,0	
	11 „	3,5	12,8	2,2	
	12 Mittag	3,8	12,6	2,0	
	1 „	6,2			heiter.
	2 „	7,6			
	3 „	6,0	12,2	1,9	
	4 „	5,3	12,0	1,9	
	5 „	4,5	11,9	1,9	
	6 Abend	5,0	11,8	1,8	
	7 „	3,5			
	8 „	3,3			
	9 „	5,6			
	10 „	4,5			
	11 „	5,0			
	12 Nacht	5,0			
27. April	1 „	4,8			
	2 „	5,2			
	3 „	5,4			
	4 „	6,5			
	5 „	6,5			
	6 früh	7,5			
	7 „	5,5	11,2	1,7	trüb.
	8 „	5,0			
	9 „	3,2	12,5	2,0	Sonne auf dem Schirm.
	10 „	4,8	13,0	2,1	
	11 „	4,5	13,1	2,2	weisse Wolke.
	12 Mittag	8,5	12,7	2,0	trüb.
	1 „	8,4			
	2 „	8,4			
	3 „	6,8	12,5	2,1	
	4 „	5,5	12,5	2,1	
	5 „	5,0			
	6 Abend	4,6	12,1	1,9	
	7 „	4,0			
	8 „	4,3			
	9 „	7,0			
	10 „	6,4			
	11 „	6,7			
	12 Nacht	6,3			
28. April	1 „	6,5			
	2 „	6,3			
	3 „	6,8			

Tag	Stunde	Zuwachs Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
28. April	4 Nacht	7,4			
	5 „	8,0			
	6 früh	8,1			
	7 „	6,1	11,3	1,8	
	8 „	7,0	11,8	1,8	Sonne auf Schirm.
	9 „	6,3	11,7	1,8	sehr trüb.
	10 „	7,8	11,6	1,8	Regen.
	11 „	5,0	11,8	1,8	trüb.
	12 Mittag	5,0	12,1	1,9	Sonne—trüb.
	1 „	8,0			„ „
	2 „	7,5			„ „
	3 „	9,8	11,9	1,8	trüb.
	4 „	5,6	12,1	1,9	
	5 „	3,5	12,0	1,8	heiter.
	6 Abend	3,0	11,9	1,7	
	7 „	3,2			
	8 „	5,5			
	9 „	8,5			
	10 „	7,2			
	11 „	6,8			
	12 Nacht	6,5			
29. April	1 „	6,0			
	2 „	6,1			
	3 „	6,5			
	4 „	7,4			
	5 „	8,0			
	6 früh	7,5			
	7 „	4,5	11,5	1,8	heiter.
	8 „	3,2	11,7	1,8	weisse Wolken.
	9 „	2,6	12,0	1,9	„
	10 „	6,4	12,3	1,9	trüb und hell.
	11 „	5,7	12,4	2,0	sonnig.
	12 Mittag	7,0	12,4	2,0	weisse Wolken.
	1 „	6,5			„
	2 „	6,5			„
	3 „	7,0	12,7	2,0	„

B. Dreistündige Werthe nach Tabelle A.

Tag	Stunde von—bis	dreistündige Zuwachse Millim. am Bogen	Mitteltemp. der Luft °R. für 3 St.	z t—10
23. April	12—3 Mittag	7,8	11,9	4,1
	3—6 Abend	4,7	11,9	2,5
	6—9 „	5,8	11,6	3,6
	9—12 Nacht	5,8	11,4	4,1
24. April	12—3 „	8,9	11,3	6,8
	3—6 früh	10,8	11,1	9,8
	6—9 „	10,0	11,2	8,3
	9—12 Mittag	8,2	11,5	5,5
	12—3 „	8,5	11,9	4,5

Tag	Stunde von—bis	dreistündige Zuwachse Millim. am Bogen	Mitteltemp. der Luft °R. für 3 St.	$\frac{z}{t-10}$
24. April	3—6 Abend	6,6	11,9	3,5
	6—9 „	3,7	11,7	2,2
	9—12 Nacht	4,7	11,4	3,3
25. April	12—3 „	5,6	11,3	4,3
	3—6 früh	7,1	11,1	6,4
	6—9 „	5,9	10,9	6,6
	9—12 Mittag	4,6	11,1	4,2
	12—3 „	8,3	11,5	5,5
	3—6 Abend	4,0	11,5	2,7
	6—9 „	6,5	11,3	5,0
	9—12 Nacht	11,5	11,1	10,5
26. April	12—3 „	12,0	11,0	12,0
	3—6 früh	16,0	10,8	20,0
	6—9 „	10,5	11,5	7,0
	9—12 Mittag	10,9	12,3	4,7
	12—3 „	19,8	12,4	8,2
	3—6 Abend	14,8	12,0	7,4
	6—9 „	12,4	11,7	7,2
	9—12 Nacht	14,5	11,6	9,0
27. April	12—3 „	15,4	11,4	11,0
	3—6 früh	20,5	11,3	15,8
	6—9 „	13,7	11,8	7,6
	9—12 Mittag	17,8	12,8	6,4
	12—3 „	23,6	12,6	9,1
	3—6 Abend	15,1	12,4	6,3
	6—9 „	15,3	12,0	7,6
	9—12 Nacht	19,4	11,8	10,8
28. April	12—3 „	19,6	11,6	12,2
	3—6 früh	23,5	11,4	16,7
	6—9 „	19,4	11,6	12,1
	9—12 Mittag	17,8	11,8	9,9
	12—3 „	25,3	12,0	12,6
	3—6 Abend	12,1	12,0	6,0
	6—9 „	17,2	11,8	9,5
	9—12 Nacht	20,5	11,7	12,1
29. April	12—3 „	18,6	11,7	10,9
	3—6 früh	22,9	11,6	14,3
	6—9 „	10,3	11,7	6,0
	9—12 Mittag	19,1	12,3	8,3
	12—3 „	20,0	12,6	7,7

14.

Richardia aethiopica.

Grüne Pflanze am Licht. Tägliche Periode unter dem Einfluss der Licht- und Temperaturschwankung. Beobachtung am Auxanometer; 12malige Vergr. der Zuwachse.

Zur Beobachtung diente der Blüthenschaft einer seit dem Vorjahre im Topf vegetirenden Pflanze; die das Internodium umhüllende Blattscheide wurde beseitigt, ein vollständig entwickeltes Blatt weggeschnitten, ein Seiten-

spross mit noch nicht entfaltetem Laubblatt (welches sich während des Versuchs nicht ganz entfaltete) aber stehen gelassen. Die noch zusammengewickelte Spatha sammt dem Spadix wurde über der Basis abgeschnitten, der Faden unter der Insertion jener befestigt. Von der Oberfläche des Bodens bis zum Faden mass das Internodium 220 mm; in gleichen Entfernungen aufgetragene schwarze Striche zeigten nach Beendigung des Versuchs, dass das unterste Stück von 17 mm Länge gar nicht gewachsen war, dass das Wachsthum nach oben hin stark zunahm; die angegebenen Zuwachse betreffen demnach nur die vom Licht getroffenen Theile des dunkelgrün gefärbten Internodiums. — Die Pflanze stand frei, unbedeckt, 1 m vom Südfenster entfernt, ohne von der Sonne getroffen zu werden, also nur von diffusem Licht beleuchtet; ein Spiegel hinderte die heliotropische Krümmung vollständig. — Die beiden Thermometer hingen frei neben der Pflanze. — Der Querschnitt des Spadix schied in den Nächten vom 16. zum 17., vom 17. zum 18. Wasser aus, was in der Nacht vom 18. zum 19. April unterblieb. — Wegen der Dicke und Rigidität des Schaftes wurde ein Gewicht von 50 g vorn an die Rolle gehängt.

A. Stündliche Beobachtungen.

Tag	Stunde	Zuwachs Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
16. April	7—8 früh	2,8	11,5	1,9	heiter.
	9 früh	2,5	11,4	1,9	
	10 „	2,0	11,2	1,9	trüb.
	11 „	1,9	11,5	2,0	
	12 Mittag	2,2	11,6	1,9	
	1 „	1,7			
	2 „	2,0			
	3 „	2,5	11,8	2,0	heiter.
	4 „	2,0	11,7	2,0	
	5 „	2,0	11,6	1,9	
	6 Abend	2,0	11,5	1,9	Regen.
	7 „	2,3	11,4	1,9	„
	8 „	1,8			
	9 „	1,5			
	10 „	1,5			
	11 „	1,5			
	12 Nacht	1,5			
17. April	1 „	2,0			
	2 „	2,5			
	3 „	2,8			
	4 „	2,8			
	5 „	2,8			
	6 früh	2,6			
	7 „	2,9			
	8 „	3,2	10,9	1,6	trüb; Erde begossen.
	9 „	3,0	11,0	1,7	
	10 „	3,1	11,1	1,7	
	11 „	2,7	11,1	1,8	
	12 Mittag	3,3	11,1	1,7	

Tag	Stunde	Zuwachs Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
17. April	1 Mittag	2,3			
	2 „	2,1			heiter.
	3 „	2,2	11,5	1,8	
	4 „	2,7	11,5	1,7	
	5 „	2,5	11,4	1,8	trüb.
	6 Abend	3,0	11,3	1,8	
	7 „	2,4			
	8 „	1,6			
	9 „	1,6			
	10 „	1,6			
	11 „	1,6			
	12 Nacht	1,7			
18. April	1 „	2,4			
	2 „	3,0			
	3 „	3,3			
	4 „	3,5			
	5 „	3,3			
	6 früh	3,2	11,0		
	7 „	2,9			heiter.
	8 „	3,9	11,2	1,7	
	9 „	3,5	11,8	1,9	
	10 „	3,0	11,6	1,9	weisse
	11 „	2,3	11,5	1,8	Wolken.
	12 Mittag	2,5	11,5	1,8	
	1 „	2,5			
	2 „	2,7			
	3 „	2,4	11,6	1,8	
	4 „	2,5	11,5	1,7	
	5 „	2,3	11,5	1,7	trüb.
	6 Abend	2,3	11,5	1,7	
	7 „	2,1			
	8 „	2,1			
	9 „	2,1	11,2	1,6	
	10 „	2,1			
	11 „	2,1			
	12 Nacht	2,0			
19. April	1 „	2,1			
	2 „	2,3			
	3 „	2,5			
	4 „	2,7			
	5 „	2,6			
	6 früh	3,0	11,0		
	7 „	3,2			
	8 „	3,6	11,3	1,6	
	9 „	3,8	11,7	1,7	
	10 „	3,6	12,3	1,7	trüb.
	11 „	3,2			
	12 Mittag	2,8	12,0	1,6	
	1 „	3,1			
	2 „	3,0			
	3 „	2,7			
	4 „	2,5			
	5 „	2,5			heiter.
	6 Abend	2,5			
	7 „	2,4			
	8 „	2,4			
	9 „	2,5			
	10 „	2,0			

Tag	Stunde	Zuwachs Millim. am Bogen	Temp. °R. Luft	Temp. °R. psychr. Differenz	Beleuchtung
19. April	11 Abend	2,1			
	12 Nacht	2,5			
20. April	1 „	2,5			
	2 „	2,4			
	3 „	3,0			
	4 „				
	5 „				
	6 früh		11,8	1,6	

B. Dreistündige Werthe nach Tabelle A berechnet.

Tag	Stunde von—bis	dreistündige Zuwachse Millim. am Bogen	Temp. °R. für 3 Stunden	z t—10
16. April	9—12 Mittag	6,1	11,4	4,3
	12—3 „	6,2	11,7	3,6
	3—6 Abend	6,0	11,6	3,7
	6—9 „	5,6	11,4	4,0
	9—12 Nacht	4,5	11,2	3,7
17. April	12—3 „	7,3	11,1	6,6
	3—6 früh	8,2	11,0	8,2
	6—9 „	9,1	11,0	9,1
	9—12 Mittag	9,1	11,1	8,3
	12—3 „	6,6	11,3	5,1
	3—6 Abend	8,2	11,4	5,8
	6—9 „	5,6	11,3	4,3
	9—12 Nacht	4,9	11,2	4,1
18. April	12—3 „	8,7	11,1	7,9
	3—6 früh	10,0	11,0	10,0
	6—9 „	10,3	11,3	7,9
	9—12 Mittag	7,8	11,6	4,9
	12—3 „	7,6	11,6	4,8
	3—6 Abend	7,1	11,5	4,7
	6—9 „	6,3	11,3	4,8
	9—12 Nacht	6,2	11,2	5,2
19. April	12—3 „	6,9	11,1	6,3
	3—6 früh	8,3	11,0	8,3
	6—9 „	10,6	11,3	8,1
	9—12 Mittag	9,6	12,0	4,8
	12—3 „	8,8	12,2	4,0
	3—6 Abend	7,5	12,4	3,1
	6—9 „	7,3	12,2	3,3
	9—12 Nacht	6,6	12,1	3,1
20. April	12—3 „	7,9	12,0	4,0

15.

Dahlia variabilis.

Grüne Pflanze im Finstern. Beobachtung am Auxanometer; 12malige Vergrösserung der Zuwachse.

Ein am Südfenster erwachsener grüner Spross, dessen 2. Internodium 81 mm, das 3. aber erst 27 mm lang war, wurde unter dem dritten Blattpaar in gewohnter Weise angekoppelt; mit dem Zinkrezipienten bedeckt, ebenso das trockene und nasse Thermometer in solche eingeschlossen und dann während der Beobachtungsdauer das Zimmer dunkel gehalten. — Das nasse Thermometer zeigte beständig 0,1—0,2° R. weniger als das trockene. — Da es während der ganzen Beobachtungszeit regnete, so war das durch die Fensterschirme und den Rezipienten zur Pflanze gelangende Licht schon Anfangs nicht sehr intensiv.

Tag	Stunde	Zuwachs pro Stunde in Millim. am Bogen	Lufttemperatur °R. im Rezipienten	dreistündige Zuwachse
25. Juni	10 früh		15,1	
	11 „	5,0	15,0	
	12 Mittag	12,8	14,9	
	1 „	9,0		
	2 „	10,8		26,3
	3 „	6,5	14,8	
	4 „	7,4	14,7	
	5 „	8,0	14,7	23,4
	6 Abend	8,0	14,7	
	7 „	6,8		
	8 „	7,2		21,8
	9 „	7,8		
	10 „	6,8		
	11 „	8,0		24,4
	12 Nacht	9,6		
26. Juni	1 „	12,2		
	2 „	13,0		37,7
	3 „	12,5		
	4 „	11,5		
	5 „	11,0		33,3
	6 früh	10,8		
	7 „	10,3	13,9	
	8 „	9,5	13,8	29,1
	9 „	9,3	13,8	
	10 „	8,2	13,8	
	11 „	8,6	13,8	24,8
	12 Mittag	8,0	13,8	
	1 „	9,5		
	2 „	8,2	13,7	26,7
	3 „	9,0	13,6	
	4 „	9,8	13,6	
	5 „	9,8		30,8
	6 Abend	11,2	13,5	

Tag	Stunde	Zuwachs pro Stunde in Millim. am Bogen	Lufttemperatur °R. im Rezipienten	dreistündige Zuwachse
26. Juni	7 Abend	11,2		
	8 „	12,5		37,0
	9 „	13,3		
	10 „	14,2		
	11 „	14,5		43,0
	12 Nacht	14,3		
27. Juni	7 früh		12,5°	

16.

Dahlia variabilis.

Grüner Spross im Finstern (wie bei Tabelle 15).

Tag	Stunde	Zuwachs pro Stunde in Millim. am Bogen	Temp. °R. im Rezipienten	dreistündige Zuwachse
2. Juli	9 früh		15,2	
	10 „	3,0	15,3	
	11 „	5,8		12,3
	12 Mittag	3,5	15,6	
	1 „	3,5		
	2 „	3,5		10,6
	3 „	3,6	16,0	
	4 „	4,0		
	5 „	4,0	16,1	11,8
	6 Abend	3,8	16,1	
	7 „	4,8		
	8 „	5,5		16,8
	9 „	6,5		
	10 „	7,5		
	11 „	8,0		24,5
	12 Nacht	9,0		
3. Juli	1 „	10,0		
	2 „	11,5		34,7
	3 „	13,2		
	4 „	14,0		
	5 „	14,0		41,2
	6 früh	13,2		
	7 „	13,4	16,0	
	8 „	12,9		38,4
	9 „	13,0	16,5	
	10 „	13,0	16,7	
	11 „	12,4		38,4
	12 Mittag	13,0	16,9	
	1 „	12,5		
	2 „	13,4		38,9
	3 „	13,0	17,0	
	4 „	13,8		
	5 „	14,0	16,9	42,4
	6 Abend	14,6	16,8	

Tag	Stunde	Zuwachs pro Stunde in Millim. am Bogen	Lufttemperatur °R. im Rezipienten	dreistündige Zuwachse
3. Juli	7 Abend	neu eingestellt		
	8 „	17,5		50,8
	9 „	17,2		
	10 „	19,0		
	11 „	19,5		58,0
	12 Nacht	19,5		
4. Juli	1 „	20,1		
	2 „	20,0		61,1
	3 „	21,0		
	4 „	20,5		
	5 „	20,8		59,6
	6 früh	18,3		
	7 „	18,5	16,2	
	8 „	20,5	16,6	60,5
	9 „	21,5	16,7	
	10 „	19,5		
	11 „	22,0	17,0	61,5
	12 Mittag	20,0	17,1	
	1 „	20,0		
	2 „	22,0		64,0
	3 „	22,0	17,0	

IV. Ergebnisse der Beobachtungen.

1. Die schon im 1. Abschnitt als grosse Periode bezeichnete Thatsache, dass ein wachsender Pflanzentheil zunächst mit kleinen Zuwachsen beginnt, dann immer schneller wächst, ein Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit erreicht und dann immer langsamer wächst, bis endlich Stillstand eintritt, wird durch die Tabellen 1, 2, 3 sowie durch Tafel I und II erläutert. Tabelle 1 zeigt, wie an einem wachsenden Internodium jeder einzelne Abschnitt eine grosse Periode besitzt, wie die älteren Abschnitte bereits aufgehört haben zu wachsen oder sich in den letzten Phasen ihrer grossen Periode befinden, während die jüngeren erst zu wachsen beginnen; ferner, dass sich aus diesen grossen Perioden der einzelnen Querabschnitte, die grosse Periode des ganzen Internodiums summirt. — Tabelle 2 und Tafel I lässt die Beziehungen des Lichtes, der Temperatur und der Bodenfeuchtigkeit zum Verlauf der grossen Kurve erkennen: das im Licht gewachsene Internodium erreicht sein Maximum früher als das etiolirte im Finstern, die Ausgiebigkeit des Wachsthums ist in allen Phasen seiner Periode geringer als bei diesem, auch hört das Wachsthum früher auf. Die Vergleichung der Temperaturkurve mit der Zuwachskurve lässt erkennen, dass die grosse Periode von dem Verlauf der Temperaturschwankungen in hohem Grade unabhängig ist; das grüne Internodium erreicht hier sein Maximum vor, das etiolirte lange nach

dem während dieser Zeit eingetretenen Temperaturmaximum; die grosse Periode befindet sich bei dem etiolirten Internodium noch in der aufsteigenden Phase, während die Temperatur stetig fällt, jene dagegen bleibt in der absteigenden Phase, während diese sich wieder hebt. Die starken Auszackungen der beiden grossen Kurven sind wenigstens z. Th. Wirkungen des wiederholten Begiessens der Erde, wie die Vergleichung der Tabelle mit den Kurven erkennen lässt. Die Methode der Beobachtung lässt jedoch nicht erkennen, inwieweit die Befeuchtung etwa eine Aufquellung des Bodens (die hier fehlerhafter Weise als Zuwachs auftreten würde) veranlasste; ich glaube jedoch, da die Erde immer ziemlich feucht blieb, im Hinblick auf das unter II Mitgetheilte, dass das Begiessen die Wasseraufnahme und den Turgor, in Folge dessen die Zuwachse gesteigert hat. — Tabelle 3 und Tafel II lassen ebenfalls die grosse Periode wachsender Internodien deutlich genug erkennen; zugleich bemerkt man, wie die durch die täglichen Temperaturschwankungen veranlassten Beschleunigungen und Retardationen des Wachsthums als Auszackungen der grossen Kurve sich geltend machen; und ausserdem zeigt der Spross Nr. 1 (Tabelle 3), dass drei gleichzeitig wachsende Internodien zusammen eine sehr regelmässig verlaufende grosse Kurve bilden, die sich von der eines einzelnen Internodiums (Nr. II) in der Form kaum unterscheidet.

Ferner ist noch auf die grosse Periode in Tabelle 6 hinzuweisen, die in C nach Tageswerthen dargestellt und so übersichtlicher gemacht ist. Tabelle 6 C zeigt in der Kolumne z diese Tageszuwachse unmittelbar; dabei tritt eine Unregelmässigkeit darin auf, dass während der absteigenden Phase am 4. April eine vorübergehende Wachsthumszunahme stattfindet. Dass dies in irgend einer Weise von der Temperaturschwankung abhängt, zeigt die Vergleichung der folgenden Kolumnen, wo die Zuwachse durch die herrschende Temperatur t, dann durch $t-4$, endlich durch $t-6$ dividirt sind; je höher man den Nullpunkt der zur Division benutzten Temperatur nimmt, desto mehr wird die Ungleichförmigkeit im Sinken der grossen Kurve ausgeglichen, was besonders dann auffällt, wenn man diese in den durch die Tabelle C gegebenen vier Formen graphisch darstellt (über dieses Verfahren vergl. weiter unten). — Endlich giebt Tabelle 9 den Verlauf der grossen Periode bei nahezu konstanter Temperatur für ganze Tage und zugleich die Schwankungen der Zuwachse am Vormittag, Nachmittag und in der Nacht. Obgleich hier zufällig das Steigen und Fallen der Temperatur mit dem Steigen und Fallen der Zuwachse zusammenfällt, zeigt doch die Betrachtung der Tagesmittel ohne Weiteres, dass dies nicht die Ursache der grossen Kurve ist; man beachte, dass am 28. April der Zuwachs 22,8 mm bei 14,6° C., am 1. Mai der Zuwachs 32,8 mm bei 14,5° C., am 4. Mai der Zuwachs 18,9 bei 14,7° stattfand.

2. Einfluss der veränderlichen Temperatur auf den stündlichen und täglichen Gang des Wachsthums. Die zur Feststellung dieses Einflusses unternommenen Beobachtungen wurden immer an etio-

lirten Pflanzen im Finstern gemacht, die zu diesem Zweck im Finstern erwachsen waren, um so die Störungen zu vermeiden, die möglicher Weise daraus entstehen, dass eine am Licht erwachsene Pflanze erst nach und nach in den Zustand übergeht, welcher dem Lichtmangel entspricht.

Die Resultate sind auffallend verschieden, je nachdem die Temperatur rasch und kräftig schwankt oder sehr langsam und wenig schwankt; im ersten Fall folgt die Zuwachskurve der Temperaturkurve so, dass sie diese gewissermassen nachbildet, im zweiten Fall dagegen machen sich andere Einflüsse geltend, welche den Effekt der sehr geringen Temperaturschwankungen überwiegen.

Unter raschen und starken Temperaturschwankungen verstehe ich hier jedoch nur, dass die Lufttemperatur in der Nähe der Pflanze stündlich um einen oder einige ganze Grade (C. oder R.) wechselt; viel stärkere Schwankungen, etwa um 10^0 (C. oder R.) und mehr in der Stunde mochte ich deshalb nicht anwenden, weil es dann ungewiss ist, ob dieselben auch rasch genug in die Pflanze selbst übergehen, was bei der geringen Leitungsfähigkeit des Zellgewebes sehr fraglich und nicht leicht zu kontrolliren ist. Unter sehr schwachen und langsamen Temperaturschwankungen verstehe ich solche, die in einer Stunde nur ein oder wenige Zehntel eines Grades (R. oder C.) betragen.

Die Betrachtung der Kurven auf Tafel III und IV zeigt deutlich, wie bei raschem und starkem Auf- und Abschwanken der Temperatur die Kurve der Zuwachse ebenfalls und gleichmässig auf- und absteigt. Temperatur- und Wachsthumskurve sind einander sehr ähnlich, ohne jedoch vollständig parallel zu laufen, was zumal auf Tafel III nicht der Fall ist. Ein ähnliches Verhalten tritt übrigens auch bei geringeren Temperaturschwankungen auf Tafel II hervor, wo jedoch noch deutlich zu bemerken ist, wie bei der auf- und absteigenden Phase der grossen Periode die Temperaturschwankung nur geringen Effekt auf das Wachsthum übt, selbst von den inneren Wachsthumsursachen überwogen wird, während zur Zeit des Maximums der grossen Periode, also zur Zeit der grössten Wüchsigkeit der Pflanze eine grössere Aehnlichkeit der bedingenden und der bedingten Kurve hervortritt.

Es zeigt sich also, dass zur Zeit der stärkeren Wachsthumsfähigkeit der Pflanze (in der Mitte der grossen Periode) Temperaturschwankungen von einem bis einigen Graden in der Stunde das Wachsthum mächtig verändern, und zwar so, dass dem Steigen der Temperatur ein Steigen, dem Fallen der Temperatur ein Fallen der Zuwachse entspricht. Jedenfalls erleidet hierdurch die Angabe Köppen's, wonach Temperaturschwankungen an sich das Wachsthum verlangsamen, eine Einschränkung; denn dieser Satz im weiteren Sinne genommen, würde verlangen, dass einer Temperatursteigerung ein gleichzeitiges Fallen der Zuwachskurve entspreche, was nicht der Fall ist. Ich möchte jedoch noch nicht behaupten, das Köppen's Angabe deshalb überhaupt un-

richtig sei; denn es wäre möglich, dass der Gesammtzuwachs meiner Pflanzen während der Versuchszeiten grösser gewesen wäre, wenn die mittlere Temperatur, die sich aus den Schwankungen ergiebt, geherrscht hätte, wofür es mir an einem Vergleichsobjekt fehlt. Weitere Versuchen mögen darüber entscheiden. Mir genügt es hier, gezeigt zu haben, dass innerhalb gewisser Grenzen die Wachsthumskurve mit der Temperaturkurve gleichsinnig steigt und fällt.

Dagegen ist aus den Tabellen 6, 7, 8, 9 zu ersehen, besonders wenn man die Zahlen auf Koordinaten überträgt, dass Temperaturschwankungen von einem oder wenigen Zehntelgraden in einer Stunde oder gar in drei Stunden keinen merklichen Einfluss auf den Gang des Wachsthums üben, dass dann offenbar innere Ursachen und sehr schwache äussere Einwirkungen, auf die ich zurückkomme, die Form der Wachsthumskurve bestimmen.

3. Wirkung des periodischen Wechsels von Tageslicht und nächtlicher Dunkelheit auf den täglichen Gang des Wachsthums. Die im April, Mai, Juni gemachten Beobachtungen, welche auf den Tabellen 10 bis 14 verzeichnet sind, noch mehr die danach entworfenen Kurven auf auf Tafel V, VI, VII zeigen, dass im Allgemeinen die Wachsthumskurven vom Abend bis Morgen steigen, auch wenn die Temperatur in der Nacht um einen Grad oder mehr fällt; dass sie nach Sonnenaufgang plötzlich und rasch fallen, obgleich die Temperatur sich um mehrere Zehntel Grade hebt; dieses Fallen kann, wie auf Taf. V und VI bis zum Abend fortdauern, so dass täglich eine einfache Periode derart hervortritt, dass vom Abend bis Morgen Steigerung, vom Morgen bis Abend Verminderung der Zuwachse herrscht; nicht selten, zumal dann, wenn die Temperatur am Tage um einige Grade steigt, tritt jedoch um Mittag oder Nachmittag eine vorübergehende Zunahme der Wachsthumsgeschwindigkeit auf, die indessen den Eintritt des abendlichen Minimums nicht hindert. Durch ein Verfahren, dem ich zunächst nur den Werth eines empirischen Kunstgriffes beilege, lässt sich darthun, dass die am Tage eintretende Steigerung in der That nur eine Wirkung der höheren Temperatur ist, während die nächtliche Steigerung und das Sinken am Morgen oder während des ganzen Tages von einer anderen Ursache bewirkt wird. Nennt man nämlich die beobachteten Temperaturen t und dividirt man die dreistündigen Zuwachse sämmtlich durch die Werte $t-u$, wobei u von Null bis zu einer Zahl steigt, die nur wenig unterhalb des kleinsten t liegt, so zeigt sich, dass die am Tage eingetretene Hebung um so vollständiger verschwindet, je näher u dem kleinsten Werthe von t rückt, ohne doch mit ihm zusammenzufallen; die Tabellen 11 B, 12 B, 14 B liefern einige Proben dieses Verfahrens und seines Erfolges. Tabelle 13 B zeigt jedoch, dass dieses Verfahren nicht immer genügt, um die Erhebung der Zuwachskurve am Tage ganz zu be-

seitigen; vollständiger wird dies in diesem Falle durch Division der Zuwachse mit $(t-10^0)$ erreicht. Jedenfalls zeigt dieses Verfahren, das, wie oben bereits erwähnt, auch zur Rektifikation der grossen Kurve benutzt werden kann, dass solche Zacken der Zuwachskurve, welche sich durch dasselbe beseitigen lassen, Funktionen der Temperatur sind, und zugleich wird daraus ersichtlich, dass die Beziehung der Temperatur zum Wachsthum eine sehr merkwürdige und komplizirte sein muss.

Der Erfolg der Division der Zuwachse durch die Werthe $t-n$ oder auch $(t-n^2)$ wird auf den Tafeln an den mit $\frac{z}{t-10}$ . . . . bezeichneten Kurven besonders anschaulich, auch darin, dass das Maximum der korrigirten täglichen Zuwachsperiode öfter auf eine frühere Morgenstunde fällt, als das unmittelbar beobachtete Zuwachsmaximum, wie auf Tafel VI; dieser Erfolg entspricht nämlich vollkommen der Deutung, welche man der täglichen Periode des Wachsthums einer im Licht vegetirenden Pflanze geben muss.

Das Steigen der Zuwachskurve vom Abend bis zum Morgen, ebenso wie das plötzliche Fallen derselben nach Sonnenaufgang und bis zum Abend kann kaum anders als dahin gedeutet werden, dass sowohl die Beschleunigung, welche das Wachsthum durch die Dunkelheit erfährt, als auch die Retardation, die das Licht bewirkt (eine Thatsache, die durch das Wachsthum gleichartiger Pflanzen im Finstern und im Licht hinreichend sicher gestellt ist), nicht plötzlich eintreten, sondern nach und nach; dass die am Tage durch das Licht beeinflusste Pflanze mit Eintritt der Nacht nicht sofort den höchstmöglichen Zuwachs erreicht, den sie im Dunkeln haben kann, sondern erst nach und nach; der durch das Licht induzirte Zustand langsameren Wachsthums braucht längere Zeit, um in den der Dunkelheit entsprechenden Zustand schnelleren Wachsthums überzugehen, was sich eben in dem beständigen Steigen der Zuwachskurve vom Abend bis zum Morgen ausspricht; ebenso kann das Fallen der Zuwachskurve vom Morgen bis zum Abend einfach darauf zurückgeführt werden, dass der Zustand grosser Wüchsigkeit, den die Pflanze in der Nacht erreicht hat, unter dem Einfluss des Lichts nur nach und nach einem neuen Zustande weicht, der dem Wachsthum im Licht entspricht; obgleich die bis Mittag zunehmende Lichtintensität gewiss mit dazu beiträgt, das Sinken der Zuwachse bis Mittag zu begünstigen, ist das weitere Sinken am Nachmittag, also bei abnehmender Lichtstärke doch ein Beweis, dass die blosse Dauer der Beleuchtung in dem angegebenen Sinne wirkt. Wenn das nächtliche Steigen der Zuwachskurve schon vor Sonnenuntergang beginnt, so wird das auf die schon um diese Zeit eintretende beträchtliche Lichtabnahme zurückzuführen sein. Die tägliche Periode des Wachsthums einer dem Wechsel von Tag und Nacht bei geringer Temperaturschwankung unterliegenden

Pflanze findet so ihre genügende und sehr einfache Erklärung. Ob diese Periode auch im Freien unter dem Einfluss einer starken Erhebung der Temperatur am Mittag und einer beträchtlichen Erniedrigung derselben am Morgen noch zu beobachten ist, oder nicht vielmehr ausgeglichen, selbst in eine entgegengesetzte umgewandelt wird, mag einstweilen unentschieden bleiben.

Die Kenntniss der durch das Licht bewirkten täglichen Wachsthumsperiode giebt uns nun auch den Schlüssel zur Erklärung des Verhaltens der Pflanzen im finsteren Zimmer oder unter einem Blechrezipienten bei sehr geringer Temperaturschwankung, worauf schon oben hingewiesen wurde. Die Tabellen 6, 7, 8 zeigen, dass die Pflanzen unter diesen Umständen vom Morgen bis gegen Mittag oder selbst bis zum Abend immer langsamer wachsen, während die Zuwachse bis zum Morgen sich, wenn auch langsam und unbeträchtlich, vergrössern, wenn auch die schwachen Schwankungen der Temperaturkurve den gegensinnigen Verlauf nehmen. Die Erscheinung kann also unmöglich der Temperatur zugeschrieben werden, und ich glaube, es bleibt nichts anderes übrig, als sie dem ausserordentlich geringen Helligkeitsgrade zuzuschreiben, der Tags in dem verdunkelten Zimmer oder innerhalb des mässig hellen Zimmers in einem Zinkrezipienten herrscht. So wenig glaublich diese Annahme erscheint, wenn man beachtet, dass es sich hier um eine Helligkeit handelt, die das Auge selbst nach einigen Minuten Verweilens in dem dunkeln Raum kaum wahrnimmt [1]), findet sie doch, abgesehen von der Geringfügigkeit der Zuwachs-Schwankungen selbst, ihre Bestätigung durch Tabelle 8; dort tritt nämlich in der ersten und letzten Beobachtungsreihe A und C, wo die Pflanze innerhalb des mässig erhellten Zimmers nur unter einem Blechrezipienten vegetirte, die Periodicität noch deutlich genug hervor, zumal wenn man den gegensinnigen Verlauf der Temperaturkurve beachtet; bei der zwischen beiden liegenden Beobachtungsreihe B, dagegen, wo die Pflanze im finsteren Zimmer unter dem undurchsichtigen Rezipienten stand, wird die tägliche Periode fast unmerklich, die Zuwachskurve folgt den stärkeren Temperaturschwankungen. Viel deutlicher als in den Tabellen tritt dieses Verhalten in graphischer Darstellung derselben hervor, die ich hier jedoch, um die Zahl der Tafeln nicht unmässig zu häufen, dem Leser selbst überlassen muss. Eine weitere Bestätigung dafür, dass die geringe Helligkeit in dem dunkeln Raume die Tagesperiode veranlasst, möchte ich auch darin finden, dass bei Division der Zuwachse durch / oder /—// die an sich schwach angedeutete Periode eine Form und

[1]) Ich möchte hier auch darauf hinweisen, dass heliotropische Krümmungen durch Lichtstrahlen veranlasst werden, die durch kaum wahrnehmbare Löcher oder Spalten in finstere Räume fallen, so dass man erst durch die heliotropischen Wirkungen auf sie aufmerksam wird. Zusatz 1892.

einen Ausdruck gewinnt, als ob die Pflanze in einem mässig hellen Zimmer vegetirte, wie beispielsweise aus Tabelle 6 B zu entnehmen ist.

Bei den Tabellen 6 bis 8 handelt es sich um etiolirte Pflanzen im Finstern; dass auch grüne Pflanzen in tiefer, wenn auch nicht absoluter Finsterniss (unter einem Blechrezipienten im mässig hellem diffusen Tageslicht) noch die entsprechend geschwächte Tagesperiode erkennen lassen, ist aus unseren Tabellen 15 und 16 zu entnehmen.

Aus meinen im Jahre 1870 gemachten Beobachtungen, wo grüne, am Licht erwachsene Pflanzen, ebenfalls unter verdunkelnden Umhüllungen beobachtet wurden, die aber weniger gut schlossen, als meine Zinkrezipienten von 1871, glaubte ich schliessen zu müssen[1]), dass die durch das Licht induzirte Tagesperiode auch unabhängig von demselben im Finstern noch einige Tage fortdauere, eine Ansicht, die ich nach dem Mitgetheilten jedoch nicht mehr festhalten möchte.

4. Uebereinstimmung der durch das Licht induzirten täglichen Wachsthumsperiode mit der Periodicität der Gewebespannung und der Blattbewegungen. Kraus[2]) und Millardet[3]) haben durch zahlreiche Messungen bewiesen, dass die Gewebespannung wachsender Pflanzentheile unter dem Einfluss von Tageslicht und Nachtdunkelheit periodische Aenderungen ihrer Intensitäten zeigt, die der Zeit nach mit den Stellungsänderungen periodisch beweglicher Blätter so zusammenfallen, dass diese Bewegungen selbst als Folgen der Aenderungen der Gewebespannung aufgefasst werden können. Ich wähle der Kürze wegen diese Ausdrucksweise, da nach Millardet (p. 30) die Koincidenz beider insofern nicht ganz zutrifft, als das Hauptminimum der Gewebespannung im Stamm um Mittag, das in den Blättern gegen Abend oder Anfang der Nacht eintritt, die Koincidenz würde vielleicht vollständiger sein, wenn man der Temperatur und der Transpiration genauer, als es geschehen ist, Rechnung trüge, wodurch die „sekundären Oscillationen" gewiss mehr zurücktreten würden. Beurtheilt man nun dementsprechend die Aenderungen der Gewebespannung nach den Stellungsänderungen periodisch beweglicher Blätter, für welche Millardet sehr zahlreiche Beobachtungen an Mimosa pudica machte, so überrascht die ausserordentliche Uebereinstimmung der täglichen Periode der Spannungsänderung mit der des Wachsthums, wenn beide Erscheinungen unter dem Einfluss des Wechsels von Tageslicht und Nachtdunkelheit stattfinden. Millardet's Spannungskurven

[1]) Verhandl. der physik. mediz. Gesellsch. in Würzburg, 4. Febr. 1871.

[2]) Kraus, botan. Zeitg. 1867, p. 122 und p. 141; ferner Ergänzung seiner Angaben betreffs der nächtlichen Spannungsänderungen in Millardet's cit. Schrift. p. 60 unten.

[3]) Millardet, Nouvelles recherches sur la periodicité de la tension; étude sur les mouvements period. et paraton. de la sensitive; Strassburg 1869, p. 30.

(l. c. Pl. I, II, III) stimmen in ihrem Verlauf ganz auffallend mit dem der Zuwachskurven auf unseren Tafeln V, VI, VII überein; auch sie steigen vom Abend bis zum frühen Morgen, sinken dann plötzlich und erreichen ihren tiefsten Stand am Abend; auch sie steigen am Mittag oder Nachmittag ein- bis zweimal unbeträchtlich empor (Millardet's sekundäre Maxima und Minima)[1]), was den ähnlichen Erhebungen der Wachsthumskurven entspricht, die ich als Temperaturwirkungen nachgewiesen habe, was die sekundären Maxima und Minima der Spannungskurve wahrscheinlich auch sein werden, wenigstens stimmen Millardet's Temperaturangaben mit dieser Annahme sehr wohl überein.

Dass die tägliche Periode, welche sich in der Gewebespannung, vom Abend bis zum Morgen und im Sinken derselben bis zum Abend ausspricht, gleich der entsprechenden der Zuwachse eine Funktion des Lichts ist, folgt schon aus dem Umstand, dass ihre beiden Wendepunkte, das Maximum und Minimum mit dem Eintreten und Schwinden der Tageshelligkeit zusammenfallen, noch mehr aber aus ihrem Verschwinden in anhaltender Dunkelheit, wie bereits Kraus (a. a. O. p. 125) bewiesen hat.

Die Uebereinstimmung der Kurven der Gewebespannung und des Wachsthums geht aber noch weiter; die oben erwähnten stossweisen Aenderungen des Wachsthums in kurzen Zeiträumen, welche ein beständiges Auf- und Abschwanken der Wachsthumskurve veranlassen, finden ihr Analogon auch im Verhalten der Gewebespannung; schon Kraus fand (a. a. O. p. 125), dass die letztere im Finstern mehr oder weniger regelmässige Oscillationen in sehr kurzen (etwa zweistündigen) Zeitintervallen erkennen lässt; vermöge des Zusammenhangs der Gewebespannung mit den periodischen Blattbewegungen spricht sich dies auch in den fortwährenden Stellungsänderungen der beweglichen Blätter aus, die sowohl unter dem Einfluss des Lichts[2]) als auch nachher längere Zeit im Finstern so rasch stattfinden, dass sie selbst von Viertel- zu Viertelstunde notirt werden können.

Grade diese beständigen Schwankungen der Gewebespannung waren es, die mich zuerst auf den Gedanken brachten, Mittel zur Bestimmung der Zuwachse in sehr kurzen Zeiträumen aufzusuchen, indem ich die Vermuthung hegte, dass den Schwankungen der Gewebespannung auch überall solche des Wachsthums entsprechen würden, eine Vermuthung, die sich, wie man sieht, in ganz überraschender Weise bestätigt hat.

[1]) Wenn das grosse Maximum und das kleinste Minimum von Millardet's Spannungskurven nicht bis auf die Stunde mit denen unserer Zuwachskurven koincidiren, so ist zu bemerken, dass auch die letzteren unter sich nicht immer in dieser Hinsicht übereinstimmen, was nicht allein von der Tageslänge abhängt, sondern auch von der Stellung der Pflanze im Zimmer, der Lage der Fenster und anderen Nebenumständen.

[2]) Millardet a. a. O. Planche II, III, IV und Sachs, Flora 1863, p. 468.

Die Gewebespannung wird durch ungleiche Wachsthumsgeschwindigkeit und durch ungleiche physikalische und physiologische Eigenschaften der verschiedenen Gewebeschichten eines Organs hervorgerufen, anderseits wird auch die Mechanik des Wachsthums durch die bereits hervorgerufene Gewebespannung nothwendig mit bedingt; es ist daher zu erwarten, dass Erscheinungen der Spannungsänderungen auch gewöhnlich oder immer auf Aenderungen des Wachsthums und umgekehrt hindeuten, dass äussere Agentien, wie Wärme, Licht und Feuchtigkeit der Umgebung, auf Wachsthum und Gewebespannung gleichsinnig und gleichzeitig einwirken werden. Die genaue Erforschung dieser Verhältnisse aber hat nicht nur insofern Werth, als sie den Schlüssel zur Erklärung mancher spezieller Lebenserscheinungen der Pflanzen auffinden lehrt, sondern noch mehr insofern, als dadurch die Grundlagen einer mechanischen Theorie des Wachsthums, dieser hervorragendsten und allgemeinsten Lebenserscheinung, gewonnen werden.

V. Litteratur.

Die ziemlich ausgedehnte und in mancher Beziehung reichhaltige Litteratur unseres Gegenstandes ist insofern einigermassen unerfreulich, als bisher kein Beobachter die hier einschlägigen Fragen sich selbst klar gemacht hat; obwohl man stillschweigend oder ausdrücklich anerkannte, dass das Wachsthum von verschiedenen Bedingungen abhängt, beobachtete man doch immer unter Umständen, wo sämmtliche Wachsthumsbedingungen gleichzeitig grossen Schwankungen unterlagen, so dass es unmöglich war, zu entscheiden, ob und inwieweit die beobachteten Schwankungen des Wachsthums den Veränderungen der Temperatur, des Lichts, der Feuchtigkeit oder inneren Ursachen zuzuschreiben seien; von diesem Vorwurf sind selbst die so sorgfältig interpretirten Beobachtungen Harting's und die mühsamen Messungen Caspary's nicht frei zu sprechen. Offenbar muss die Erforschung einer Erscheinung, die von n Bedingungen abhängt, davon ausgehen, womöglich $n-1$ dieser Bedingungen konstant zu machen und nur die eine, deren Effekt geprüft werden soll, variiren zu lassen, und offenbar muss nach und nach jede der n Bedingungen in einer besonderen Beobachtungsreihe als variable auftreten, während sie in den anderen konstant bleibt. Dieses allein zum Ziel führende Verfahren, welches ich zuerst bei meinen Beobachtungen über die Keimungstemperaturen einschlug[1]), war schon von selbst dadurch ausgeschlossen, dass man die Pflanzen im Freien, oder im Gewächshause oder in einem gewöhnlichen Wohnzimmer beobachtete, wo Temperatur, Licht und Feuchtigkeit mannigfach kombinirten Schwankungen unterliegen. Je nachdem zufällig die eine oder die andere der Wachs-

[1]) Sachs, Physiol. Unters. über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur in Pringsh. Jahrb. für wiss. Botan. 1860, Bd. II, p. 338.

thumsbedingungen alle anderen überwog, konnte man bald der einen, bald der anderen eine ganz besondere Bedeutung für das Wachsthum und seine tägliche Periode zuschreiben, wenn man nicht beachtete, dass in einem anderen Falle wieder eine andere Ursache prävaliren könne. So enthält denn die Litteratur, in dem Zustande, wie ich sie vorfinde, nicht eine Reihe feststehender wissenschaftlicher Sätze, auf denen sich weiter bauen liesse, sondern vielmehr ein massenhaft angehäuftes Rohmaterial von Beobachtungen, welche erst kritisirt und gedeutet werden müssen, um Resultate zu ergeben. Dies hier bis in's Einzelne durchzuführen wäre indessen unzweckmässig und unnöthig, da man mit demselben Aufwand an Zeit und Mühe neue Beobachtungen nach dem richtigen Prinzip anstellen kann. Wenn ich im Folgenden eine gedrängte Uebersicht der Litteratur gebe, so geschieht es zum Theil, um zu zeigen, dass ich die Bemühungen meiner Vorgänger sorgfältig geprüft habe, vorwiegend aber möchte ich darthun, dass die verschiedenen Angaben derselben einander nur scheinbar widersprechen, und dass man, von den unter I entwickelten Gesichtspunkten ausgehend und auf Grund der unter IV gewonnenen Resultate, den Beobachtungen mehrfach andere Deutungen geben kann und muss, als es durch die Beobachter selbst geschehen ist. Ich werde zunächst jedoch nur diejenigen Arbeiten berücksichtigen, welche neben den Messungen an Pflanzen noch die Temperatur und andere Bedingungen berücksichtigen, die anderen, die selbst dieser geringen Anforderung nicht entsprechen, mögen am Schlusse kurz genannt werden.

Wie schon oben erwähnt, haben es die Beobachter versäumt, ihre Zahlenreihen graphisch darzustellen; ich habe dies, um ein klares Bild ihrer Angaben zu gewinnen, nachgeholt, aus tausenden von Zahlen die Kurven der Zuwachse und Temperaturen, zuweilen auch die der Luftfeuchtigkeit verzeichnet; meine Kritik stützt sich vorwiegend auf den Verlauf dieser Kurven.

Christoph Jakob Trew (1727)[1]) dürfte wohl der Erste gewesen sein, der es unternahm, die Längenzuwachse in gleichen Zeiten mit den Temperaturen der Luft, dem Zustand des Wetters, besonders der Beleuchtung und der Barometerstände zu vergleichen; er wurde zu seinen Beobachtungen, wie die Mehrzahl seiner Nachfolger, durch die Entwickelung eines Blüthenstammes von Agave americana veranlasst, den er täglich leider nur einmal mass, obgleich er die Temperaturen und sonstigen Umstände täglich dreimal verzeichnete (5 Uhr Morgens, 12 Mittag, 9 Abend). So geben also seine Beobachtungen keine Auskunft über den Gang des Wachsthums innerhalb eines Tages, wohl aber über den Verlauf desselben im Grossen und Ganzen vom 9. Mai bis 19 Juni. Trew überlässt es dem Leser, aus

1) Chr. J. Trew in Fränkische Acta erudita et curiosa 1727, p. 381.

seinen Tabellen Resultate zu gewinnen und Caspary (Flora 1856. p. 163) behauptet, „es lasse sich aus ihnen nicht einmal ein Parallelismus zwischen Wachsthum und Wärme erkennen"; das würde nun an und für sich nur beweisen, dass andere Ursachen neben der Temperatur vorwalteten, die Kurvenzeichnung aber zeigt, dass Caspary's Folgerung unrichtig ist, denn die Kurve der täglichen Zuwachse steigt und fällt neunmal gleichzeitig mit dem Steigen und Fallen der Temperaturkurve, wenn auch die kleineren Zacken beider Kurven mehrfach nicht übereinstimmen; auch die zweitägigen Zuwachse zeigen eine ähnliche Abhängigkeit von der Temperatur in vier Perioden und es ist daher gewiss, dass in diesem Falle der Verlauf des Wachsthums, durch die Temperaturschwankungen ganz vorwiegend bestimmt wurde, dass die anderen Wachsthumsursachen davon überwogen wurden. Nach den von Trew gemachten Temperaturangaben[1]) lässt sich zwar die Form der Temperaturkurve bestimmen, nicht aber die absolute Höhe der einzelnen Temperaturen nach unseren jetzigen Thermometern beurtheilen; doch ist es wahrscheinlich, dass die Schwankungen, in Graden nach Celsius oder Réaumur ausgedrückt, sich als sehr beträchtlich herausstellen würden, und daraus erklärt sich leicht, dass die Wachsthumskurve ziemlich genau in ihren grossen Schwingungen folgt, obgleich alle anderen Bedingungen ebenfalls sehr variabel waren; ebenso dürfte es der Grösse der Temperaturschwankungen zuzuschreiben sein, dass selbst die grosse Periode des Wachsthums nur undeutlich zu erkennen ist.

Viel jünger, als die Beobachtungen unseres Landsmannes Trew, sind die des Franzosen Ventenat, nämlich von 1793; mir war es unmöglich das Original[2]) zu vergleichen; Caspary, der es offenbar vor sich hatte, sagt (Flora 1856, p. 161): „Meyen giebt an, dass schon Ventenat 1793 am Blüthenschaft von Fourcroya gigantea beobachtet habe, dass er bei Tage schneller wachse als des Nachts. Dies ist ein Irrthum. Ventenat hat nach der l. c. mitgetheilten Beobachtungstafel den Schaft nur alle 24, 48 oder 72 Stunden gemessen, woraus sich die Angabe Meyen's nicht folgern lässt; auch erwähnt Ventenat l. c. das von Meyen angegebene Resultat sonst nicht, leitet überhaupt aus seinen Messungen des Schaftes, mit denen er Thermometerbeobachtungen verbunden hatte, kein Resultat ab."

[1]) Trew benutzte ein Thermometrum florentinum, an welchem der Stand ober- und unterhalb eines „punctum temperati" in positiven und negativen Werthen nach Zollen und Linien abgelesen wurde; wo dieser Punkt mittlerer Wärme lag, ist nicht zu bestimmen, für unseren Zweck aber auch gleichgültig, da es nur auf die Schwankungen der Temperatur, nicht auf ihre absoluten Werthe ankommt; zur Vergleichung mit der Wachsthumskurve berechnete ich die täglichen Mittel aus Trew's Angaben. — Ueber das Thermometrum florentinum vergl. auch Gehler's physik. Wörterbuch IX, p. 857.

[2]) Bullet. soc. philom. 1795, I, p. 65.

Die ersten Beobachtungen über die täglichen Schwankungen des Wachsthums sind demnach die von Meyer 1827 und Mulder 1829.

Ernst Meyer[1]) liess im September 1827 den Blüthenschaft von Amaryllis Belladonna, der sich sehr rasch verlängert, Morgens um 6 Uhr, Mittags um 12 Uhr, Abends 6 Uhr messen und zugleich den Thermometerstand in dem Gewächshaus, worin die Pflanze stand, beobachten. „Es ergiebt sich, sagt er, dass die Pflanze von 6 Uhr Morgesn bis 6 Uhr Abends, aber bei erhöhter Einwirkung von Licht und Wärme, fast noch einmal so rasch wuchs, als von Abends 6 Uhr bis Morgens 6 Uhr. Der Einfluss der Wärme auf das schnellere Wachsthum am Tage scheint sich daraus zu ergeben, dass die Zunahme bei geringerer Wärme geringer war, bei wiederum vermehrter Wärme beträchtlicher." Fast ebenso naiv, wie das Unternehmen, dergleichen beobachten zu lassen, ist die Bemerkung: „Welcher Antheil aber der Einwirkung des Lichts gebühre, liess sich nicht ausmitteln, weil eine Entziehung desselben nicht nur die Wärme vermindert, sondern auch der Gesundheit der Pflanze geschadet und mithin den ganzen Versuch unsicher gemacht haben würde." — Dass trotz des Wechsels von Tageslicht und Nachtdunkelheit die Temperatur doch den Ausschlag gab, und eine Verminderung des Wachsthums nicht einmal am Vormittag aufkommen liess, ist leicht erklärlich, wenn man in den Tabellen sieht, dass die Temperatur Morgens zwischen 9 und 14° R., Mittags zwischen 12 und 22°, Abends zwischen 14—18° stand, dass die Schwankung vom Morgen bis Mittag meist 8—9° R. betrug.

Ausführlicher aber nicht viel besser sind E. Meyer's Beobachtungen im März 1829 an 12 Keimpflanzen von Weizen und Gerste, die er in Töpfen im Wohnzimmer kultivirte. Die Temperatur des Zimmers, neben den Pflanzen, am Fenter gemessen, sank Morgens niemals unter 13° R., stieg aber durch Heizung des Ofens schon um 8 Uhr früh auf 14—16° R., war von 10 Uhr früh bis 6 Uhr Abends 16—17,5° R. (oder mehr), um bis 10 Uhr Abend bis auf ca. 14,7 oder 15,7 zu sinken. „Das Licht wirkte durch die grossen Fensterscheiben fast eben so stark auf die eingeschlossenen Pflanzen, als ob sie im Freien gestanden hätten." Die Erde wurde mässig feucht gehalten; gemessen wurde in zweistündigen Intervallen von 8 Uhr früh bis Abends

[1]) E. Meyer, „Beob. über Pflanzenwachsthum in Bezug auf die versch. Tageszeiten" in den Verhandl. des Vereins zur Beförd. des Gartenbaues in den k. preuss. Staaten. Berlin, Bd. V. 1829. p. 110. — Caspary nennt diese Arbeit (Flora 1856, p. 162) die spätere der beiden von Meyer und giebt den Jahrgang 1837 der gen. Zeitschr. dafür an, obgleich Bd. V, p. 110 richtig cit. ist; es fällt dies umsomehr auf als Meyer selbst in seiner anderen Arbeit gleich Eingangs auf diese Beobachtungen an Amaryllis hinweist.

[2]) E. Meyer, „Ueber das periodische tägliche Wachsthum einiger Getreidearten"; Linnaea 1829, p. 98.

10 Uhr, mit dem Zollstab von der Oberfläche der Erde bis zur Spitze des jedesmal jüngsten, sich entwickelnden Blattes, so dass also in der Zahlenreihe Messungen verschiedener Blätter in einander verwebt sind[1]). Die Tabellirung der Beobachtungen ist wenig übersichtlich und nur mit grossem Zeitverlust gelingt es, sich selbst ein Urtheil über diese zu bilden, da der Verfasser in der Originaltabelle nicht einmal die Zuwachse, sondern nur die Längen der Pflanzen in Duodecimalmaass angiebt, aus denen man jene erst berechnen muss. Meyer selbst sagt p. 108: „Durchgängig finden wir das Wachsthum von 8 Uhr Vormittags bis 8 Uhr Nachmittags grösser, als in der anderen, nächtlichen Hälfte des Tages. Durchgängig finden wir es gleichfalls grösser in den 6 Stunden von 8 Uhr Vormittags bis 2 Uhr Nachmittags, als in den 6 folgenden Stunden. Bei jeder Pflanze bemerken wir zwei Beschleunigungen und zwei Verminderungen des täglichen Wachsthums; die erste Beschleunigung fast bei allen Pflanzen zwischen 8 und 10 Uhr Vormittags, die zweite von längerer Dauer zwischen 12 und 4 Uhr Nachmittag." Die weiteren Interpretationsversuche Meyer's sind unklar und zeugen von dem geringen Geschick für derartige Dinge, das am Anfang dieses Jahrhunderts bei den Botanikern leider so häufig war. Ich habe nach seinen Haupttabellen die Temperatur- und Wachsthumskurven für die Pflanzen *a*, *b* und *g* konstruirt, und finde, dass beide Kurven in ihren Hauptschwingungen gleichsinnig verlaufen, nur ist das Steigen und Fallen der Temperaturkurve vom Morgen über Mittag bis zum Abend und frühen Morgen ein ziemlich ruhiges, während die Kurve der Zuwachse am Tage zwei bis drei tiefe Zacken darbietet; auf die plötzliche Erhebung der Zuwachse bis 10 oder 12 Uhr Vormittag, folgt eine Verminderung, die ich, da sie in die Zeit der höchsten Temperatur fällt, für eine Wirkung des Lichts halte; diese wird durch die dauernd höhere Temperatur jedoch zum Theil überwogen, was sich in einer bald grösseren, bald geringeren, bald früher, bald später am Nachmittag eintretenden Erhebung der Zuwachskurve ausspricht. Im Ganzen ist also eine gewisse Aehnlichkeit im Gang der Wachsthumskurven mit dem auf unseren Tafeln V, VI, VII wohl vorhanden, aber offenbar durch Nebeneinflüsse und durch die in der Messungsweise liegenden Ungenauigkeiten vielfach entstellt. Meyer scheint nicht daran gedacht zu haben, dass das Licht am Tage der das Wachsthum beschleunigenden Wirkung der Temperaturerhöhung entgegenwirkt, eine Thatsache, die man längst vorher aus den Untersuchungen Bonnet's und anderer hätte folgern können; ja Meyer scheint das Tageslicht für einen den Längenzuwachs geradezu beschleunigenden Faktor gehalten zu haben, wie ich aus dem Text p. 111 schliessen möchte.

[1]) Es wäre allerdings möglich, dass die Zuwachse konsekutiver Blätter ähnlich in einander greifen, wie die der Internodien eines Stengels (s. unter I), worüber indes noch nichts bekannt ist.

Interessanter, und an wissenschaftlicher Ausbeute reicher sind die Beobachtungen Mulder's über das Wachsthum des Blattes von Urania speciosa[1]) (1829). Am 9. Juni wurde die Spitze des zur Beobachtung bestimmten Blattes über der es verhüllenden Scheide sichtbar; der Stand dieser Spitze wurde an dem nicht mehr wachsenden Stiel des nächst benachbarten Blattes durch einen Strich bezeichnet und von diesem aus immer gemessen; dies geschah vom 12. Juni bis 25. Juni Abends, dann entfaltete sich die Blattspreite am folgenden Tag, auch kam jetzt der Blattstiel zum Vorschein. — Die Beobachtungen wurden meist von 5 Uhr Morgens bis 12 Uhr Nachts in ein- bis zweistündigen Intervallen gemacht; sie umfassen ausser den Zuwachsen auch die Lufttemperatur und den Zustand des Himmels (Helligkeit, Bewölkung, Regen). Aehnlich wie Meyer hat auch Mulder seine sehr zahlreichen und anstrengenden Beobachtungen in einer so wenig übersichtlichen Weise mitgetheilt, dass es viel Zeit und Mühe fordert, sie in eine der Beurtheilung günstige Form zu bringen; ich habe die drei Tabellen l. c. p. 254, 257 und die der Tageszuwachse in eine Tabelle zusammengestellt und nach dieser die Zuwachse und Temperaturkurve entworfen; beide Kurven zeigen einen verhältnissmässig ruhigen Verlauf, täglich einmal auf- und absteigend (nur am 16., 17., 24. Juni ist die Zuwachskurve zackig); merkwürdig ist aber, dass sie immerfort gegensinnig verlaufen, d. h. während die Temperaturkurve Vormittag steigt, fällt die Zuwachskurve, während diese vom Mittag bis Morgen steigt, fällt jene; die Maxima der Temperatur am Mittag fallen über die Minima der Zuwachse, die Minima der Temperatur am frühen Morgen beinahe über die Maxima der Zuwachse. Es zeigt dies ohne Weiteres, dass die Schwankungen des Wachsthums in diesem Falle nicht oder nicht unmittelbar von der Temperatur abhängen. Mulder selbst fasst seine Resultate folgendermassen zusammen: „Man findet, dass Mittags ein Stillstand des Wachsthums eintritt, der immer mit 11 Uhr begann und meist bis 1 Uhr, bisweilen auch bis 4 Uhr dauerte. Das Wachsthum war im ersten Falle von 1—4 Uhr immer gering, meist 1 Strich (niederl.) in 3 Stunden. Die Temperatur war zur Zeit des Stillstandes (11—1 Uhr) zwischen 71—88° F., meist über 80°; der Himmel hell oder wenig bewölkt mit Sonnenschein, auch einmal trüb. Bei dem sehr geringen Wachsthum von 1—4 Uhr war die Temperatur 70—88°, meist über 80° F. Beachtung verdient auch, dass dieses Wachsthum immer bei sinkender Temperatur eintrat, während der Stillstand bei steigender stattfand (das Letzte ist nach der Tabelle nicht immer zutreffend und unwesentlich). — Es ist aber auch ein Tag, wo auch am Mittag pro Stunde 1 selbst 3 Strich (niederl.) zuwachsen. Der

[1]) Mulder in Bijdragen tot de natuurkundige Wetenschappen vorzamelt door Ran Hall, Vrolik en Mulder. Amsterdam 1829, IV, p. 251.

Unterschied in den äusseren Verhältnissen[1]) an diesem Tage (17. Juni) bestand darin, dass die Luft schon seit Morgens trüb und feucht (betrocken en dick) war, während kein Sonnenschein wahrgenommen wurde; das Thermometer spielte von 11—4 Uhr zwischen 70—72° F.; — auch war das von 8—11 Uhr (Vormittag) besonders stark (9 Strich in 3 St.) — der Zustand dieses Tags schien mit einem nächtlichen übereinzukommen. Ob auch innere, in der Pflanze selbst gelegene Ursachen mitgewirkt haben, lässt sich nicht beweisen, doch ist es nicht wahrscheinlich; in der Nacht, die auf diesen Tag folgte, war das Wachsthum nicht stark u. s. w." „Man könnte, fährt Mulder fort, aus den zwei genannten Punkten die Folgerung ableiten, dass bei den höchsten Wärmegraden und Einwirkung des Sonnenlichts kein Wachsthum in die Länge der Blätter stattfindet."

Vergleiche ich nun diese Ergebnisse mit meinen auf Tafel V, VI, VII verzeichneten, so finde ich eine überraschende Uebereinstimmung; offenbar ist das Steigen der Zuwachskurve bis zum frühen Morgen bei stetig sinkender Temperatur eine Wirkung der Dunkelheit, die sich von Stunde zu Stunde steigert; ebenso das Sinken der Zuwachse vom frühen Morgen bis Mittag eine Folge der immer zunehmenden Lichtwirkung, welche hier die beschleunigende Wirkung der steigenden Temperatur überwiegt; dass das Steigen der Zuwachse schon am Nachmittag wieder eintritt (um bis zum frühen Morgen zu dauern), lässt sich aus der nun abnehmenden Lichtwirkung bei noch immer hoher Temperatur erklären. Bei der von Mulder beobachteten Pflanze mag aber noch ein Umstand mitgewirkt haben, der bei meinen Beobachtungen ganz ausser Betracht kommt; die beträchtliche Verdunstungsfläche, welche die mächtigen Blätter der Urania darstellen, musste mit steigender Temperatur und Lichtintensität am Tage dahin wirken, die ganze Pflanze, also auch das beobachtete wachsende Blatt, wasserärmer zu machen, und dies umsomehr, als um diese Zeit auch die psychrometrische Differenz sich beträchtlich gesteigert haben mag; es musste demnach der Turgor der Pflanze und zumal des wachsenden Blattes und in Folge dessen die Wachsthumsgeschwindigkeit sich vermindern; so konnte die retardirende Wirkung, welche das Licht auf das Wachsthum direkt ausübt, mit der Verminderung des Turgors zusammen das Wachsthum gradezu auf Null reduziren; mit abnehmender Lichtintensität nahm am Nachmittag dann auch die Temperatur ab, und in Folge dessen die relative Luftfeuchtigkeit zu, der Turgor begann zu steigen und mit ihm die stündlichen Zuwachse.

Nicht so befriedigend und klar sind die Resultate von Mulder's Beobachtungen über das Längenwachsthum einer Blüthe von Cactus grandi-

[1]) Es sei hier bemerkt, dass die nächtlichen Zuwachse bis über sieben Strich erreichen.

florus[1]) (1829); hier stand das Wachsthum Nachts still, oder es war doch sehr gering, dagegen war es Tags, besonders am Mittag, am stärksten. — Die nach seinen Zahlen entworfene Wachsthumskurve zeigt zumal am 22. und 23. Juli einen ungemein unruhigen Gang, sie springt unregelmässig auf und ab; mit Ausnahme des 24. Juli erkennt man jedoch leicht, dass die Zuwachse mit der Temperatur im Allgemeinen steigen und fallen. Das Verhalten des Wachsthums ist also, trotzdem dass die Pflanze dem Lichteinfluss ausgesetzt war, grade das entgegengesetzte von dem des Wachsthums des Uraniablattes, und dies erscheint mit Rücksicht auf die Natur der Pflanze erklärlich; die retardirende Wirkung des Tageslichts wurde hier durch die Wirkung der Temperaturerhöhung umsomehr überwogen, als bei der geringen Verdunstungsfläche des Kaktus die Verminderung des Turgors am Tage wegfiel oder doch unbeträchtlich war; bei der grossblättrigen Urania wurde das Wachsthum von dem Licht und der Wirkung der Transpiration, bei dem massiven Kaktus wurde es von der Temperatur entscheidend beeinflusst.

Zuccarini[2]) beobachtete 1833 das Wachsthum eines Blüthenstammes von Agave lurida; er wurde vom 4. Mai bis 18. Juni täglich nur einmal gemessen; die täglichen Mitteltemperaturen schwankten in dieser Zeit von 3,4—15,2° R., das Wetter war sehr veränderlich; dementsprechend schwankt denn auch die Kurve der Tageszuwachse unregelmässig auf und ab, ohne eine deutliche Beziehung zur Temperatur oder auch nur die grosse Periode erkennen zu lassen; nimmt man dagegen die dreitägigen Mitteltemperaturen und dreitägigen Zuwachse, so findet man, dass den vier Hebungen und Senkungen der Temperaturkurve ebenso viele Hebungen und Senkungen der Zuwachskurve entsprechen, eine Erscheinung, die bei Kurven aus mehrtägigen Zuwachsen und Mitteltemperaturen gewöhnlich hervortritt und zeigt, dass für grössere Zeiträume gewöhnlich die Temperatur den Gang des Wachsthums entscheidend bestimmt.

Das soeben Gesagte findet seine Bestätigung auch, wenn man die von dem Gärtner Dommelaer in Van der Hopp's Garten an zwei Blüthenstämmen von Agave americana gemachten, von de Vriese mitgetheilten Beobachtungen[3]) graphisch darstellt. Eine der beiden Pflanzen stand während der Beobachtungszeit (vom 31. Mai bis 13. August 1835) in einem Gewächshause, die andere in freier Luft. Gemessen wurde täglich zweimal, Morgens und Abends, meist um 7 oder 8 Uhr, die Temperatur aber viermal (8 Uhr früh, 1 Mittag, 7 und 10 Uhr Abend) beobachtet. — De Vriese zieht

[1]) Mulder in Bijdragen tot de natuurkundige Wetenschappen verzamelt door Van Hall, Vrolik, Mulder IV. 1829, p. 420.

[2]) Zuccarini in Nova Acta Acad. Caes. Leopold. Carol. nat. curios. Vol. XVI. pars II. 1833, p. 673.

[3]) in der Tijdschrift voor natuurlijke Geschiedenis en Physiologie uitgegev. door Van der Hooven en de Vriese. Amsterdam 1838, p. 51.

aus den Tabellen den Schluss, das Wachsthum hänge zumeist von der Temperatur der Luft ab; das beinahe beständig schwächere Wachsthum Nachts stehe in Verbindung mit der niedrigeren Temperatur und der geringeren Feuchtigkeit (tot de mindere opklimming van vocht; die relative Feuchtigkeit ist aber Nachts gewöhnlich grösser). Viel mehr lässt sich aus den langen Tabellen der unzweckmässig eingerichteten Beobachtungen nicht ersehen; ich habe die Zuwachse und Mitteltemperaturen für je zwei Tage daraus berechnet und auf Koordinaten übertragen; die Wachsthumskurven beider Pflanzen gehen mit der der Temperatur in ihren grossen Schwingungen gleichsinnig, nur zwischen dem 16. und 26. Juli weicht die im Haus stehende Pflanze ab. Von der grossen Periode des Wachsthums ist nur der Anfang und das Ende deutlich zu erkennen; eine beträchtliche Depression der Temperatur von Mitte Juni bis Anfang Juli und eine folgende beträchtliche Hebung bewirkt eine tiefe Senkung und nachherige Hebung der Zuwachskurven, durch welche der Verlauf der grossen Periode fast unkenntlich wird.

Während die bisher erwähnten Beobachter mit naiver Einfachheit ihre Beobachtungen mittheilen und nur schüchtern Versuche zur Deutung derselben wagen, tritt uns nun eine Abhandlung Harting's[1]) (1842) mit dem vollen Bewusstsein der Wichtigkeit und Schwierigkeit der Aufgabe und sonach mit ganz anderen Ansprüchen auf Beachtung entgegen, die natürlich auch die Kritik entschiedener herausfordern. Bei der hier nöthigen Kürze muss ich mich jedoch darauf beschränken, Harting's Arbeit dem ernsten Studium derer, die in dieser Richtung ferner thätig sein wollen, zu empfehlen, da sie in Bezug auf die Diskussion der Resultate den Erwartungen, die man bei dem Namen Harting's hegt, durchaus entspricht; auffallend ist es aber, dass ein Forscher von so bedeutender Begabung sich entschliessen konnte, seine Beobachtungen im Freien zu machen, mit einer Pflanze (Humulus Lupulus), die sich sehr leicht im Topf kultiviren lässt. So war er genöthigt, neben den Messungen der Zuwachse, um wissenschaftlichen Anforderungen gerecht zu werden, auch zu beobachten, 1. den Regenmesser, 2. das Psychrometer (dessen Angaben ganz überflüssiger Weise in Luftfeuchtigkeit umgerechnet sind), 3. das Barometer, 4. das Wetter, d. h. Helligkeit, Bewölkung des Himmels, 5. Richtung und Kraft des Windes, 6. ein Thermometer im Boden, eines in der Luft. Da die Pflanze den grössten Theil des Tages von der Sonne beschienen werden konnte, so haben die Angaben dieser Thermometer, sowohl, als auch die psychrometrischen Differenzen eine nur sehr mittelbare Beziehung zur Pflanze selbst. Wie komplizirt und gar nicht mehr zu beherrschen die so gewonnenen Beobachtungen werden, zeigen

[1]) P. Harting Waarnemingen over den groei der Planten en de omstandigheden die darop invloed hebben (Tijdschrift voor natuurlijke geschiedenis en physiol. uitgegev. door Van der Hooven en de Vriese. Leiden 1842 T. IX, p. 297).

die Tabellen A und B, wo man nicht weniger als 18 Kolumnen von Zahlen und Zeichen übersehen soll, um all' die Beziehungen des Wachsthums zu erkennen. Dabei muss man die Aufmerksamkeit auf drei Stengel theilen, deren einer schon Mitte Juni kränkelt, während ein zweiter abbrach und nur einer ungestört fortwuchs. Beobachtet wurde um 7 Uhr Morgens, 3 Uhr Nachmittag, 11 Uhr Abends; es liegt auf der Hand, dass bei dieser Eintheilung des Tages die Wirkung des Lichts unmöglich deutlich hervortreten konnte; die Nacht von 11 Uhr Abend bis 7 Uhr früh gerechnet, kann man allenfalls gelten lassen; die Zeit von 7 Uhr früh bis 3 Uhr aber umfasst allzugrosse Temperaturschwankungen, ebenso die von 3 Uhr bis 11 Uhr Abends, wo noch dazu die ersten Stunden intensives Tageslicht, die folgenden aber Nachtdunkelheit umfassen.

Harting wählte den Hopfen zu seinen Messungen seines besonders raschen Wachsthums wegen, ferner weil bei der Form der Terminalknospe die Messung bis auf 0,5 mm genau gemacht werden kann, endlich weil das frühzeitig im Jahr beginnende und lang dauernde Wachsthum eine mindestens fünf Monate hindurch fortgesetzte Beobachtung erlaubt. — Da bei dem Hopfen immer nur die 2—3 unter der Knospe befindlichen Internodien im Wachsthum begriffen sind, so gelten die beobachteten Zuwachse für diese allein, aber auch für sie zusammengenommen (vergl. oben p. 163).

Wer die von Harting selbst gezogenen Schlüsse übersichtlich beisammen zu sehen wünscht, findet sie am Ende seiner Abhandlung, noch bequemer in der botanischen Zeitung 1843 p. 99—101; ich glaube jedoch dem Leser verständlicher zu werden, wenn ich das Wichtigste aus der Abhandlung selbst hervorhebe; p. 310 heisst es: „Wenn wir nun das Wachsthum dieser drei Stengel unter einander vergleichen, dann fallen sogleich die grosse Ungleichheit und die geringe Uebereinstimmung in's Auge, die nicht allein in grösseren Zeitabschnitten, sondern vor Allem in den täglichen Messungen wahrgenommen wurden. Nur selten hält das Wachsthum dieser, doch völlig gleichen äusseren Einflüssen unterliegenden Stengel, gleichen Schritt; den einen Tag nimmt der eine, den folgenden der andere stärker an Länge zu, ohne dass hierbei irgend eine feste Regel wahrzunehmen ist."

„Wenn man das Wachsthum zu verschiedenen Zeiten des Pflanzenlebens vergleicht, so findet man, dass es unabhängig von äusseren Ursachen, eine Zu- und eine Abnahme des Wachsthumsvermögens giebt, indem die Stengel zu gewissen Zeiten geringer Luftwärme und ohne andere begünstigende Umstände, stärker gewachsen sind als zu einer anderen früheren Zeit; auch geschieht dieses Zunehmen bei allen drei Stengeln nicht in einem gleichen Verhältniss."

Harting hat hier offenbar dieselbe Erscheinung für die Wachsthumsperiode eines ganzen Stengels erkannt, die Münter für einzelne Internodien, ich für einzelne Querabschnitte von solchen gefunden, und die ich (unter I)

als grosse Periode eines wachsenden Pflanzentheils bezeichnet habe. Sehr deutlich tritt diese grosse Periode in einer von Harting vorher mitgetheilten Tafel hervor, wo er sagt, der eine Hopfenstengel der am 1. Mai 492 mm hoch war, habe bis Ende August die Länge von 7,263 m erreicht und zwar vertheilen sich die Zuwachse folgendermassen: es kommen

0,492 m auf den April
2,230 „ „ „ Mai
2,273 „ „ „ Juni
1,767 „ „ „ Juli
0,052 „ „ „ August[1]).

Harting's Erklärung dieser Erscheinung halte ich nicht für gelungen. „Die mit der Zeit zunehmende Beschleunigung, sagt er, kann völlig erklärt werden, theils aus der zunehmenden Anzahl und Verbreitung der Wurzeln während des Lebens der Pflanze, wodurch die aufsaugende Oberfläche grösser wird; theils aus der Vermehrung der Blätter, und folglich der Verdunstung, welche, wenn nicht die einzige, doch die vornehmste Ursache des Saftsteigens ist." Harting verwechselt hier die Wasserströmung im Holzkörper, welche durch die Verdunstung hervorgerufen wird, mit der langsamen Wasserbewegung, die das Wachsthum veranlasst, zwei ursächlich ganz verschiedene Vorgänge[2]); die durch die Transpiration veranlasste Wasserströmung ist für das Wachsthum unnöthig, wie die Vegetation der submersen Pflanzen und die von Landpflanzen in dampfgesättigtem Raume zeigt, und kann ihm sogar nachtheilig werden, wenn der Ersatz durch die Wurzeln nicht ausreicht und so Verminderung der Turgescenz eintritt. Dieser Irrthum kehrt bei Harting mehrfach wieder. „Auf die zunehmende Beschleunigung, fährt er fort, folgt eine ähnliche Abnahme des Wachsthums, welche besonders bemerkbar wird um die Zeit, wo die Blüthenknospen sich zu entwickeln beginnen, obgleich sie schon früher anfängt. Mit dem Erscheinen der Blumen vermindert sich das Wachsthum sehr schnell und endlich, wenn die Antheren sich geöffnet haben, und der Pollen erscheint, also zur Zeit der Befruchtung, hört alles Wachsthum auf." Harting sieht hierin, wie das Spätere zeigt, eine der Ursachen des Aufhörens des Wachsthums; nicht wahrscheinlich sei es, dass die Wurzeln eine belangreiche Aenderung erleiden, viel eher könne man annehmen, dass eine Veränderung der anatomischen Struktur des Stengels vor und nach dem Erscheinen der Blumenknospen stattfinde. Dass auch diese Annahme kaum zutreffen dürfte, zeigt z. B. der Kürbis, der Monate lang Blüthen bildet und dabei fortwächst.

[1]) Man vergl. hiermit noch die Tabellen auf p. 343 der Harting'schen Arbeit, wo die grosse Periode auch für die Blattstiele von Rheum Rhaponticum und palmatum hervortritt.

[2]) Vergl. darüber mein Handbuch der Exp.-Physiol., p. 196.

In Betreff der Vertheilung des Wachsthums auf die Tageszeiten hebt er p. 314 hervor, dass (wie Tabelle C ergebe) das gesammte Wachsthum des Sprosses Nr. I im Mai und Juni von 7 Uhr früh bis 3 Uhr Nachmittag am stärksten, von 11 Uhr Abend bis 7 Uhr früh am schwächsten gewesen sei, nämlich

7^h früh—3^h Nachm. = 1837,5 mm
3^h Nachm.—11^h Ab. = 1589,5 „
11^h Abend—7^h früh = 969,0 „

Dies gelte jedoch nicht für die ganze Vegetationszeit; vielmehr finde das stärkste Wachsthum um so später am Tage statt, je länger der Stengel bereits geworden ist und, wie er hinzufügt, einen je längeren Weg der Saft von der Wurzel bis zum Gipfel zurückzulegen habe, wofür irgend ein Grund mir in diesem Falle nicht einleuchten will; übrigens hat schon Caspary (l. c. p. 165) mit Recht darauf hingewiesen, dass diese Folgerung Harting's in seinen eigenen Tabellen keine allgemeine Bestätigung findet, die richtige Erklärung dürfte vielmehr darin liegen, dass nach dem 7. Juni die absteigende Phase der grossen Periode beginnt.

Ganz besondere Sorgfalt hat Harting auf die Beziehung der Temperatur zum Wachsthum verwendet; es lohnt, darüber einigermassen ausführlich zu referiren, obgleich ich im Hauptresultat nicht mit ihm einverstanden bin. „Die Wirkung der Luftwärme, heisst es p. 318, übertrifft vorweg alle anderen messbaren Einflüsse"; er erläutert dies durch eine Tabelle (p. 319), wo in fünftägigen Mitteln die achtstündigen Mitteltemperaturen und mittleren Zuwachse des Sprosses Nr. I verzeichnet sind: man ersieht aus derselben, dass die grössten Zuwachse vom 1. Mai bis 9. Juni in die Zeiträume von 7 Uhr früh bis 3 Uhr Nachmittag fallen, wo auch die Temperatur den höchsten mittleren Stand behauptet; dass das Wachsthum von 3 Uhr Nachmittag bis 11 Uhr Abend entsprechend der geringeren Mitteltemperatur abnimmt und dass es von 11 Uhr Abend bis 7 Uhr früh mit dem tiefsten Stande der Temperatur übereinstimmend am geringsten ist. — Indem ich manches Unwesentliche und Unzutreffende des Textes übergehe, versuche ich, in Kürze eine Vorstellung davon zu geben, wie Harting zu seiner bekannten Formel gelangt, durch welche das Wachsthum als Funktion der Temperatur und der grossen Periode ausgedrückt werden soll; ist die Formel auch noch nicht befriedigend, so ist der Versuch, eine solche zu finden, beachtenswerth. Die Summe des Gesammtwachsthums der drei Hopfenstengel, dividirt durch 3, giebt das mittlere Wachsthum eines derselben, dieses getheilt durch die mittlere Temperatur eines Tages, giebt das Wachsthum für je einen Grad, während dieses Tages; so ist dies dargestellt für Mai und Juni auf seiner Tabelle A; diese zeigt, dass bis zum 7. Juni das Wachsthum für je einen Grad zunimmt; er berechnet, wie gross für den Hopfen diese tägliche Beschleunigung des Wachsthums für einen Grad C. der

Temperatur ist[1]), nämlich = 0,1337 mm. „Setzt man nun, fährt er fort, die bekannte Lufttemperatur eines gegebenen Tages = l, das Wachsthum derselben Pflanze an demselben Tage = a und verlangt man zu wissen, wieviel das wahrscheinliche Wachsthum Δ betragen wird an einem Tage, der um d Tage von dem ersten entfernt ist und dessen Mitteltemperatur = l' ist, so hat man $\Delta = l' \left(\frac{a}{l} + d\,r \right)$, worin r die Grösse darstellt, welche die tägliche Beschleunigung des Wachsthums vergegenwärtigt, d. h. für unsere Pflanze 0,1337 mm.“ — „Man weiss z. B., dass am 5. Mai die mittlere Temperatur 15,7°, das Wachsthum der drei Stengel zusammen 109 mm d. h. 36,3 mm für jeden ist, dann wird das wahrscheinliche Wachsthum am 26. Mai (also 21 Tage später) wo die Mitteltemperatur 18,1° ist, betragen $\left(\frac{36,3}{15,7} + 21 \times 0,1337 \right) \times 18,1 = 94,46$ mm für jeden Stengel oder 283,38 mm für alle drei zusammen; an diesem Tage aber war das Wachsthum wirklich 301,5 mm, also 18 mm mehr, was er auf die übrigen Umstände schiebt, die am 26. günstiger als am 5. Mai waren.

Es ist wesentlich, zu wissen, wie der Werth r hier gewonnen ist; die durch die täglichen Mitteltemperaturen dividirten Zuwachse bilden nach Harting eine versteckte arithmetische Reihe; indem er z. B. vom 7. Glied derselben das erste abzieht, bekommt er die 6fache Differenz der Reihe; z. B. für den Zeitraum 1. bis 6. Mai beträgt das Wachsthum dividirt durch die Temperatur 2,184 mm; — für den Zeitraum 31. Mai bis 3. Juni beträgt es ebenso 5,982 mm; letzter Werth ist das 7. Glied der Reihe, daher hat man $\frac{5,982 - 2,184}{6} = 0,633$, d. h. für jeden Tag $\frac{0,633}{5} = 0,1266$. — Die mehrfach wiederholte Berechnung ergiebt nun Werthe für r, welche zwischen 0,0925 bis 0,1854 schwanken, das Mittel aus allen ist 0,1337 mm = r.

In seiner Tafel A sind nun die Werthe $\frac{z}{l}$ (Zuwachs durch die Temp. dividirt), wie sie die Beobachtung ergiebt und die nach der Formel berechneten Zuwachse neben einandergestellt; im Allgemeinen stimmen sie ziemlich überein, doch kommen auch nicht selten beträchtliche Abweichungen vor; die berechneten Werthe sind bald zu klein, bald zu gross; am 3. Juni z. B. beträgt die Differenz beider $\frac{1}{7}$ des direkt beobachteten Werthes, am 15. Juni sogar $\frac{1}{2}$ desselben; überhaupt ist die Uebereinstimmung nach dem 7. Juni, wo die absteigende Phase der grossen Kurve eintritt, gering, offenbar, weil

[1]) Wir könnten dies auch als die tägliche Steigung der grossen Kurve des Wachsthums in der ersten Phase bezeichnen.

der absteigende Schenkel der grossen Kurve anders geformt ist als der aufsteigende, nach welch letzterem vorwiegend der Werth von r berechnet ist (vergl. jedoch l. c. p. 329).

Weiterhin (p. 330) wirft Harting die Frage auf, ob das Mass der Beschleunigung (r) auch für die ersten und letzten Zeiträume des Wachsthums gelte; er zeigt, dass dies unmöglich ist, da die Berechnung des Anfanges und Endes des Wachsthums ganz andere Zeiten ergiebt, als die beobachteten. Wahrscheinlich würden weitere Beobachtungen lehren, dass die Zunahme des Wachsthums nicht so einfach ist, als angenommen werde, und dass auch die Beschleunigung selbst mit raschem Wachsthum zunimmt; jedenfalls müsse man den Werth von r selbst als einen veränderlichen betrachten.

Ganz abgesehen von manchen anderen Schwierigkeiten, die sich bei weiterer Verfolgung des von Harting eingeschlagenen Weges finden würden, möchte ich hier nur darauf aufmerksam machen, dass man statt der beobachteten Temperaturen t, nothwendig die Werthe $t - t_0$ benutzen müsste, wenn man unter t_0 die niedrigste specifische Wachsthumstemperatur einer Pflanze versteht; bei dem Hopfen liegt diese nur wenig über dem Gefrierpunkt, daher konnte Harting auch ohne Beachtung der damals noch unbekannten Thatsache, dass die niedrigsten Wachsthumstemperaturen oft hoch über dem Eispunkt liegen, mittels seiner Formel Werthe finden, die von den beobachteten nicht gerade abschreckend verschieden waren.

Während Harting die Frage nach der specifischen Nulltemperatur des Wachsthums nicht berührt, legt er sich dagegen die Frage vor, ob die Beschleunigung des Wachsthums immerfort mit der steigenden Temperatur zunehme, oder ob es dafür eine Grenze giebt, also einen Punkt, den ich früher als das Optimum der Temperatur bezeichnet habe. Aus seinen Beobachtungen vom 7.—11. Juni schliesst er, dass für den Hopfen diese Grenze bei 20° C. liege, was gewiss zu niedrig ist. Selbstverständlich müsste bei Aufstellung einer der Harting'schen ähnlichen Formel auch darauf Rücksicht genommen werden, dass über einen gewissen Punkt hinaus (über dem Optimum), die Temperaturerhöhung retardirend wirkt. Gerade diese Andeutungen zeigen nun, wie äusserst komplizirt die Beziehungen von Wachsthum und Temperatur sind und wie gering bis jetzt die Hoffnung ist, diese durch eine mathematische Formel auszudrücken.

In Bezug auf die übrigen Umstände, welche das Wachsthum von Harting's Pflanzen mit bestimmten, beschränke ich mich darauf, seine am Schluss mitgetheilten Thesen anzuführen, nämlich:

„Die Temperatur der Wurzel übt keinen merklichen Einfluss auf das Wachsthum des Stengels aus." — „Wahrscheinlich ist eine trockene Luft im Allgemeinen für das Wachsthum günstiger als eine sehr feuchte Luft (der oft wiederholte Lieblingsirrthum Harting's, der bereits oben ange-

deutet wurde). Es scheint jedoch, dass ebensowohl eine sehr trockene als eine sehr feuchte Luft nachtheilig auf das Wachsthum einwirken." — „Stärkerer Luftdruck scheint im Allgemeinen einen günstigen Einfluss auf das Wachsthum zu äussern" (was ich aus seinen Beobachtungen denn doch nicht folgern möchte). — „Ueber den Einfluss von Wind oder ruhiger Luft lassen sich aus den Beobachtungen keine einigermassen sicheren Schlüsse ziehen." — „Regen, wenn er einigermassen stark ist, verlangsamt immer das Wachsthum des Hopfens" (auch Regen bei gleicher Temperatur wie vor und nachher in trockener Luft?).

W. H. de Vriese beobachtete vom 10. Juni bis 1. Septbr. 1847 das Wachsthum eines Blüthenstammes von Agave americana, der sich im Universitätsgarten zu Leyden entwickelte. Die sämmtlichen Messungen von Anfang an sind mitgetheilt in den Annales de l'agriculture et de botanique de Gand 1848, die in meine Hände zu bekommen, ich vergeblich bemüht war: die seit dem 9. August gemachten Beobachtungen an demselben Exemplar, die das für uns Interessanteste enthalten, sind mit den Schlussfolgerungen de Vriese's in dem Nederlandsch kruidkundig Archief (uitgegev. door de Vriese, Dozy en Molkenboor Th. II. 2. Stück 1850) abgedruckt, die ich gleich den oben genannten niederländischen Zeitschriften aus der Königl. Hof- und Staatsbibliothek in München zur Benutzung erhielt.

De Vriese hebt zunächst hervor, das Wachsthum sei anfangs stärker als später gewesen, ohne dass man dies äusseren Umständen zuschreiben könne; es ist dies offenbar unsere von ihm unvollständig wahrgenommene grosse Wachsthumsperiode, deren absteigende Phase in der mir vorliegenden Tabelle vom 9. August bis 1. Septbr. sehr deutlich erkennbar ist. — Das Wachsthum vollzog sich anfangs vorwiegend, später ausschliesslich in den Theilen nahe unter dem Gipfel, die unteren Internodien wuchsen später nicht mehr; die stärkste Verlängerung trat vor dem Austreiben der Aeste ein.

Vor dem 10. August war das Tageswachsthum meist stärker als das der Nacht; es sei kein Zweifel, dass dies der höheren Temperatur des Tages zuzuschreiben sei, Wachsthum und Wärme hielten gleichen Schritt; in der Zeit des starken Wachsthums haben die Nachtzuwachse die der Tage nur wenige Male nennenswerth übertroffen, was er (für den 21., 29. und 31. Juli) z. Th. der Temperatur zuschreibt. Bei Caspary (Flora 1856 p. 166), der die zuerst genannte Abhandlung citirt, finde ich noch die Mittheilung: „der Schaft wächst im Mittel vom 21. Juni bis 8. August zur wärmsten Tageszeit zwischen 12 und 3 Uhr am meisten, gegen Abend nimmt das Wachsthum allmählich ab; von Morgen gegen Mittag steigt es jedoch nur an einzelnen Tagen gleichmässiger an und erleidet im Mittel eine Verminderung zwischen 9 und 12 Uhr, welche durch individuelle (?) Verdunstungsverhältnisse verursacht ist."

Die mir vorliegende Tabelle vom 9. August bis 1. Septbr. zeigt nun die merkwürdige Erscheinung, dass das Wachsthum dieses Blüthenstammes an 5 Tagen Vormittags von 6 Uhr früh bis 12 Uhr Mittags ganz still stand, an zwölf Tagen trat in derselben Tageszeit sogar eine namhafte Verkürzung ein, und nur an zwei Tagen fand Vormittag ein geringer Zuwachs statt. — Den Schlüssel zur Erklärung dieses Verhaltens dürfte die von de Vriese nur nebenbei und zuletzt erwähnte Thatsache liefern, dass die beobachtete Pflanze keine Wurzel besass; „die Aufsaugung von Wasser, sagt er, geschah durch die poröse todte Masse, welche die noch lebenden Theile des Wurzelstocks bedeckte.“ Der wachsende Stamm nahm nothwendig die Nahrungsstoffe aus den dicken fleischigen Blättern, wahrscheinlich aber auch das Wasser aus diesen auf, ähnlich wie die austreibenden Laubblätter einer in der Luft aufgehängten Küchenzwiebel Nahrung und Wasser aus den Zwiebelschalen allein erhalten. Solange der Stamm noch nicht sehr lang und umfangreich war, mochte die Zufuhr aus den Blättern genügen, als er aber immer länger wurde und sogar die Aeste auszuwachsen begannen, konnten die schon zum Theil erschöpften Blätter dem Bedürfniss des Stammes nicht mehr vollkommen genügen; das Wasser, welches sie dem Stamme lieferten, reichte wohl hin, soweit es das Wachsthum, die Ausdehnung der Zellen betraf; den Transpirationsverlust am Vormittag zu decken war es unzureichend; da musste die Turgescenz des wachsenden Stammes abnehmen und dies konnte sich dadurch geltend machen, dass keine wahrnehmbare Verlängerung oder geradzu Verkürzung eintrat. Diese Erklärung gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man in der Tabelle bemerkt, dass am 19. August, wo es regnete, und am 22. August, wo der Himmel trüb (betrocken) war, auch ein geringer Zuwachs am Vormittag eintrat. Verminderung des Turgors durch die Verdunstung mochte auch dadurch unterstützt werden, dass das Wasser aus den Blättern bis zum wachsenden Gipfel in der letzten Zeit einen beträchtlich langen Weg zurückzulegen hatte; trat am Vormittag bei hellem, trockenem Wetter Verdunstung an den Gipfeltheilen ein, so konnte der Ersatz nicht sofort erfolgen. Zu dem Allen kam, dass das Licht an sich auf das Wachsthum des Stammes retardirend einwirkte; solange an dem noch kürzeren Stamm die Wasserzufuhr günstiger war, konnte diese durch die beschleunigende Wirkung der Temperatur aufgewogen werden, nicht mehr aber später, wo der Stamm an Wassermangel litt. — Gegen diese Erklärung erhebt sich nur die eine Schwierigkeit, dass das Wachsthum an den Nachmittagen (12 Mittag bis 6 Abend) immer noch ein ziemlich bedeutendes, wenn auch kleiner als in den Nächten war; man darf aber vielleicht annehmen, dass die langsam eintretende Erwärmung der Blattmasse dazu beitrug, das Wasser rascher in den Stamm hinaufgelangen zu lassen, während in den Nächten die Sistirung der Transpiration den Stamm vor Wassermangel schützte.

Die ausführlichste Arbeit, welche bisher erschien, ist die von Caspary, über die tägliche Periode des Wachsthums des Blattes der Victoria regia und des Pflanzenwachsthums überhaupt[1]) (1856). Er wählte dieses Objekt wegen seines raschen Wachsthums, da das Blatt an einem Tage im Maximum um mehr als einen Fuss im Durchmesser zunimmt, und weil seine horizontale, auf dem Wasser flach ausgebreitete Lage die Messung begünstigt; diese günstige Lage tritt allerdings erst spät ein, und da, wie Caspary bemerkt (p. 169), das Wachsthum am Tage der Ausbreitung des Blattes am stärksten ist, in den folgenden Tagen abnimmt, so betreffen seine Messungen nur die letzte Phase der grossen Wachthumsperiode, deren Existenz Caspary völlig entgangen ist. Aber gerade in dieser Zeit des Wachsthums ist gewöhnlich der Einfluss äusserer Agentien, wie meine eigenen und andere Beobachtungen zeigen, schwerer zu erkennen als unmittelbar vor, während und nach dem Eintritt des Maximums der grossen Periode und diesem Umstand ist es wohl vorwiegend zuzuschreiben, dass Caspary's mit eisernem Fleiss und enormer Ausdauer Monate lang Tag und Nacht fortgesetzte stündliche Beobachtungen (1854 und 1855) nicht so reich an brauchbaren Resultaten sind, als sie es unter anderen Umständen sein würden.

Da übrigens Caspary's sehr ausgedehnte Arbeit Jedem leicht zugänglich ist, so beschränke ich mich darauf, die am Schluss von ihm selbst zusammengestellten Resultate, soweit sie unsere Aufgabe unmittelbar betreffen, anzuführen und der nöthigen Kritik zu unterziehen. Ich beginne mit seinem 3. Satz: „das Blatt wächst Tag und Nacht ohne Unterbrechung fort, jedoch nicht regelmässig. Auf sehr starkes Wachsthum folgt meist geringes und auf geringes oft starkes"; er fügt hinzu „diese Ungleichheit des Wachsthums ist bei allen anderen untersuchten Pflanzen auch bemerkt worden" — es ist die oben unter I. als stossweise Aenderung des Wachsthums bereits charakterisirte Erscheinung.

4. „Trotz der Unregelmässigkeit lässt sich eine tägliche Periode doch deutlich erkennen. Das Wachsthum ist kurz nach Mittag zwischen 12 und 1 Uhr am stärksten, erreicht später am Nachmittag ein Minimum, steigt wieder in der Nacht zu einem zweiten geringeren Höhepunkt kurz nach Mitternacht zwischen 12 und 1 Uhr an, sinkt zu einem zweiten Minimum des Morgens hinab und steigt dann wieder gegen Mittag. Die Tagesperiode hat also zwei Maxima, ein grosses bei Tag und ein kleines bei Nacht, und zwei Minima, von denen das eine auf den Morgen, das andere (das kleine) auf den Nachmittag fällt." — Um dem in meiner Abhandlung verfolgten Gedankengange treu zu bleiben, lasse ich sogleich Caspary's 11., 12., 13. Satz folgen:

[1]) Caspary in Flora 1856, p. 113—171.

11. „Die tägliche Periode des Lichts hat keinen nachweisbaren Einfluss auf die Periode des Wachsthums des Blattes, denn durch künstliche Veränderung der täglichen Periode der Wärme kann es bewirkt werden, dass das Blatt bei Tage zur Mittagszeit, wenn das Licht am stärksten ist, am wenigsten wächst[1]), und dass das Maximum des Wachsthums auf jede beliebige Stunde der Nacht, zur Zeit gänzlicher Finsterniss fällt. Das Licht bewirkt keine Ausdehnung der Zellen, sondern Stoffwechsel in ihnen."

12. „Das grosse Maximum der Periode des Wachsthums des Blattes, hängt vom Maximum der Periode der Wärme hauptsächlich der des Wassers ab. Durch Heizung kann es bewirkt werden, dass das Blatt zu jeder beliebigen Tages- und Nachtstunde am stärksten wächst. Die Wärme wirkt unmittelbar auf die Ausdehnung der Zellen, nicht mittelbar durch Erzeugung von Verdunstung."

13. „Die Erhebung des Wachsthums bei Nacht kann jedoch weder aus der Periode der Wärme, noch aus der eines anderen Agens abgeleitet werden und seine Ursache ist im Leben der Pflanze selbst zu suchen."

Um mir nun zunächst ein eigenes Urtheil über die Ergebnisse von Caspary's Beobachtungen zu ermöglichen, habe ich, wenn auch nicht alle, doch die wichtigeren Tabellen seiner Abhandlung auf Koordinaten übertragen.

Was zunächst die beliebige Veränderung der Tagesperiode des Wachsthums durch Heizung des Wassers zu verschiedenen Zeiten betrifft, so kann ich einen recht strengen Beweis dafür in den Tabellen VIII., IX., X., XI. nicht finden, mehrfach kommt es vor, dass gerade bei höherer Temperatur des Wassers und der Luft das Wachsthum geringer ist und ferner dass einem Fallen der Temperaturkurve ein gleichzeitiges Steigen der Wachsthumskurve und umgekehrt entspricht; die Schwierigkeit, eine so grosse Wassermasse gleichmässig zu erwärmen und abzukühlen, mag hier eine, wie scheint, unbeachtete Fehlerquelle sein. Indessen würde ich nach allen sonst bekannten Thatsachen ohnehin nicht zweifeln, dass bei hinreichend starken Temperaturschwankungen die Wachsthumskurve der Wärmekurve folgt. In sofern bin ich also, trotz Caspary's mangelhaftem Beweise, mit seinem Satze einverstanden.

Versucht man es nun ferner, die tägliche Periode des Wachsthums aus den stündlichen Beobachtungen in der graphischen Darstellung zu erkennen, so gelingt es kaum, etwas zu erkennen, was den Angaben in Caspary's Satz 4. entspricht; ich finde vielmehr ein äusserst unruhiges Auf-

1) In diesem Satze stecken zwei Fehler; erstens ein logischer, insofern es unlogisch ist, zu sagen, das Licht habe keinen Einfluss auf das Wachsthum, weil ein anderes Agens das Wachsthum beeinflusst, und zweitens enthält der Satz implicite die sehr zweifelhafte Annahme, als ob das Licht das Wachsthum unmittelbar begünstigen müsse.

und Abschwanken der Zuwachskurven, die ich nach seiner Tabelle III. entworfen habe; diese unregelmässigen Zacken der Kurve zeigen keine oder doch nur gelegentliche Beziehung zum Verlauf der Temperaturkurve. Die im Satz 4. beschriebene Tagesperiode kann ich in Caspary's eigenen Beobachtungen also nicht bestätigt finden.

Hat man jedoch die Zuwachskurven vor sich, und zieht man von einer der tiefsten Einbuchtungen derselben am Abend eine gerade Linie zu einer der höchsten Ausbuchtungen am Morgen oder Vormittag, und von hier wieder zu einer abendlichen Einbuchtung, so erkennt man, trotz der zwischenliegenden Zacken, eine einfache Tagesperiode der Art, dass das Wachsthum vom Abend bis zum Vormittag unregelmässig steigt, von da bis zum Abend ebenso sprungweise fällt, also im Ganzen etwas Aehnliches, wie es in unseren Tafeln V., VI., VII. ausgedrückt ist. Ohne Weiteres aber tritt diese Aehnlichkeit hervor, wenn man Caspary's Tabelle VII. (p. 135) als Kurve verzeichnet; diese zeigt ganz einfache Schwingungen der Art, dass eine höchste Erhebung auf den Mittag, eine tiefste Senkung auf Mitternacht fällt; da es sich hier aber um 6stündige Mittel handelt, so darf man auf die Stunde des Maximums und Minimums nicht allzuviel Gewicht legen; bei dreistündigen Mitteln würden diese Zeiten sich gewiss anders herausstellen, genug, dass wir so eine einfache Wachsthumskurve bekommen, deren Gang dem der von mir gefundenen weit mehr entspricht, als die Angaben in Satz 4., völlige Uebereinstimmung ist ja bei den Bedingungen unter denen Caspary beobachtete, ohnehin nicht zu erwarten.

Was endlich den Einfluss des Lichts auf die tägliche Periode betrifft, so ist zunächst nochmals auf meine Anmerkung zu Caspary's Satz 11. hingewiesen. Den gerügten logischen Fehler beiseite gesetzt, kann es sich fragen, ob das Licht auf das Wachsthum des Blattes der Viktoria beschleunigend oder verzögernd einwirkt, da es Blätter giebt, die im Finstern kleiner bleiben, andere die im Finstern wenigstens länger werden als im Licht. Aber auch angenommen, dass ein Blatt in dauernder Finsterniss kleiner bleibt als im Licht, ist doch denkbar, dass es bei dem Wechsel von Tag und Nacht durch das Licht jedesmal retardirt, durch die temporäre Dunkelheit im Wachsthum beschleunigt wird; für letzteres spricht sogar der Umstand, dass das Wachsthum des Viktoriablattes Nachts wirklich eine, wenn auch höchst unregelmässige, sprungweise Hebung erkennen lässt, wie Caspary (Satz 13) selbst angiebt.

Wenn ich nach dem Allen in Caspary's Angaben auch keineswegs eine Bestätigung und Stütze meiner eigenen Resultate finden möchte (einer solchen bedürfen sie, wie ich glaube, nicht), so zeigt sich doch, dass seine Resultate durch meine Untersuchungen einer anderen, als der von ihm selbst gegebenen Deutung fähig sind.

Hervorzuheben ist noch, dass Caspary der Luftfeuchtigkeit und der Transpiration keinen Einfluss auf das Wachsthum des Viktoriablattes zuschreibt, was unter den obwaltenden Bedingungen wohl gewiss zu erwarten ist; auch der wechselnde Barometerstand habe keine nachweisbare Bedeutung für das Wachsthum (warum auch?).

A. Weiss[1]) wurde im Frühjahr 1864 durch die Entwickelung eines Blüthenschaftes von Agave Jacquininia Schult (A. lurida Jacq.) in Lemberg veranlasst, Längenmessungen (mittels „eines Zeigerapparates der einfachsten Form") zu machen, die er täglich dreimal, 6 Uhr Morgens, 12 Uhr Mittags, 11 Abends vornahm; zu denselben Zeiten wurde auch die Temperatur beobachtet, die Luftfeuchtigkeit täglich nur einmal bestimmt.

Bezüglich der grossen Periode sagt er: „Entgegen früheren Angaben[2]) war bei unserer Agave die grösste Längenentwickelung des Schaftes durchaus nicht im Anfang seines Emporsteigens; vielmehr war dasselbe während der ersten Wochen ein nur geringes im Verhältniss zu dem raschen Aufschiessen der letzten Wochen vor der Entfaltung der ersten Blüthen (was übrigens auch de Vriese bereits angiebt); indes mag die erhöhte Temperatur im Mai viel dabei mitgewirkt haben" — das Wesen der grossen Periode hat er demnach nicht erkannt.

Von den am Schluss gemachten Betrachtungen führe ich nur folgende an: das Längenwachsthum des Schaftes sei in erster Linie von der Temperatur abhängig, und steige und falle mit derselben"; dieser Satz stimmt nun aber keineswegs mit der Tabelle überein, und die danach entworfenen Kurven zeigen nur sehr lockere Beziehungen zu einander. Weiss sagt freilich (p. 186): „Speziellere Beobachtungen (die aber nirgends mitgetheilt sind) haben gezeigt, dass etwa 3—4 Stunden vergehen, bis sich die Einwirkung von raschen Temperaturwechseln zu manifestiren beginnt und dies erkläre es auch, warum oft, z. B. an relativ heissen Vormittagen das Wachsthum ein geringes war, wenn etwa die vorhergehende Nacht kalt gewesen. Ich finde auch für Letzteres in der Tabelle keine Bestätigung und an sich ist der aufgestellte Satz sicherlich unrichtig[3]); wie soll man sich vorstellen, dass eine vorübergehende Temperaturschwankung erst 3—4 Stunden nachher am Wachsthum bemerklich werde? zu einer Zeit, wo die Pflanze bereits wieder einer anderen Lufttemperatur ausgesetzt ist und diese in sich aufzunehmen beginnt; alle anderen mir bekannten Beobachtungen, die in dieser Beziehung einen Schluss gestatten, zeigen nichts Derartiges, und Weiss widerlegt sich

[1]) Weiss in Karsten's botanischen Untersuchungen Heft II, 1866, p. 129.

[2]) Weiss citirt jedoch nur de Vriese und Martius' Beiträge zur Natur- und Litterargeschichte der Agaven. München 1855.

[3]) Etwas ganz anderes ist es, zu behaupten, dass rasch vorübergehende Temperaturschwankungen keinen genau angegebenen Effekt auf das Wachsthum üben, als zu sagen, dass dieser Effekt erst nach 3—4 Stunden eintrete.

selbst, wenn er am Schlusse sagt, das Längenwachsthum sei in den Nachmittagsstunden (12 Mittag bis 10 Abends) am kleinsten, steige im Laufe der Nacht (10 Abends bis 6 früh) und sei in den Morgenstunden am grössten, am Schluss werden indessen 6 mehrtägige Perioden des Wachsthums unterschieden, wo dasselbe Nachts, dann Nachmittags, dann am Morgen, dann wieder Nachts, Morgens, Nachts vorwiegend war, denn dann müsste nach seiner Temperaturtabelle der Verlauf des Wachsthums ein wesentlich anderer sein.

Von besonderem Interesse ist es, in der Tabelle von Weiss eine ähnliche Erscheinung, wie die bereits von de Vriese beobachtete, wiederzufinden, den Stillstand des Wachsthums am Vormittag; Weiss hebt ausdrücklich hervor, dass dies nur am Vormittag stattfand, in diesem Fall ist mir seine Tabelle unverständlich, da ich dort das betreffende Zeichen (ein Strich —) auch am Nachmittag finde. Die Ursache findet er in den vorhergehenden kalten Nächten [1]), was ich gelten lasse, jedoch nicht aus dem von ihm angegebenen Grunde, dass die Temperaturwirkung immer erst 3—4 Stunden später auftritt, sondern weil ich glaube, dass die nächtliche Abkühlung des Bodens die Wurzeln unthätig machte, den Wasserzufluss in den wachsenden Stamm hinderte und so das Wachsthum unmöglich machte; dazu kam noch die retardirende Einwirkung des Lichts am Vormittag; nach Mittag konnte der neuerdings erwärmte Boden die Wurzeln zu neuer Wasseraufnahme befähigen und zugleich wurde die retardirende Lichtwirkung durch die höhere Mitteltemperatur des Nachmittags überwogen [2]).

Die übrigen Folgerungen können wir übergehen, da sie Beziehungen äusserer Agentien zum Wachsthum nicht sicherstellen.

Die neueste hier zu berücksichtigende Arbeit ist endlich die von Rauwenhoff [3]) (1867), der 1860 den Blüthenstamm von Dasylirium acrotrichum, 1866 vom Juni bis Oktober Bryonia dioica, Wisteria chinensis, Vitis orientalis, Cucurbita Pepo, täglich dreimal, 6 Uhr Morgens, 12 Mittag, 6 Abends beobachtete, und zwar im Freien mit gleichzeitiger Notirung der Temperatur und des Wetters. — Rauwenhoff vergleicht zunächst die Gesammtzuwachse des Tags und der Nacht und findet folgende Zahlen: Es betrug in Prozenten des Gesammtwachsthums ausgedrückt

[1]) Erst hierbei erfährt man, dass die Temperatur in den Nächten nicht selten auf 5° R. hinabsank: die tiefste in der Tabelle verzeichnete Temp. ist aber 8°: die angegebenen Temperaturen um 6 Uhr früh scheinen also nicht die Minima zu sein.

[2]) Weiss giebt nur die an den gen. Zeitpunkten beobachteten Temperaturen: zur Beurtheilung des Wachsthums muss man aber die Mittel daraus nehmen, die an sich freilich bei den grossen Zeiträumen ziemlich unsicher sind.

[3]) Waarnemingen over den groei van den plantenstengel by dag en by nacht (Verslagen en mededeelingen der Koninkl. Akad. van wetenschappen, Afdeeling, Natuurkunde 2. Recks Deel II. Amsterdam 1867.

bei	das Wachsthum Tags	Nachts
Bryonia	59,0%	41,0%
Wisteria	57,8%	42,2
Vitis	55,1	44,9
Cucurbita A	56,7	43,3
Cucurbita B	57,2	42,8
Dasylirium	55,3	44,7

Die Uebereinstimmung dieser Zahlen ist in der That auffallend und unerwartet bei so verschiedenen Pflanzen.

Vergleicht man jedoch kürzere Zeiträume, so finden sich solche, wo das nächtliche Wachsthum überwiegend war; Rauwenhoff lässt zwar die Ursache dahingestellt sein, die Betrachtung seiner Temperatur- und Wettertabelle aber zeigt deutlich genug, dass in diesen Zeiträumen, die Nachttemperatur nur wenige Grade Fahrenheit unter der Tagestemperatur lag (oder selbst höher war); dies genügte also, den das Wachsthum beschleunigenden Einfluss der Nachtdunkelheit (den R. übersieht) zur Geltung kommen zu lassen.

Das Wachsthum am Vormittag (6 Morgens bis 12 Mittag) ist geringer als das Nachmittags (12 Mittag bis 6 Abends) und zwar in dem Verhältniss

bei Bryonia	von	1 : 0,86
Wisteria	„	1 : 0,71
Vitis	„	1 : 0,67
Cucurbita A	„	1 : 0,79
Cucurbita B	„	1 : 0,81

Auch dieses Verhältniss kann sich jedoch in verschiedenen Zeiträumen ändern; so war z. B. bei Cucurbita Anfangs das Wachsthum Vormittags stärker, um später Nachmittags zuzunehmen und zwar in folgendem Verhältniss

19. Juni	— 1. Juli	wie	1 : 1,81
1. Juli	— 10. Juli	„	1 : 0,77
11. Juli	— 15. Juli	„	1 : 0,66
18. Juli	— 31. Juli	„	1 : 0,86
1. Aug.	— 9. Sept.	„	1 : 0,77
10. Sept.	— 20. Oktbr.	„	1 : 0,71.

Die Existenz der grossen Wachsthumsperiode für die ganze Vegetationszeit hat Rauwenhoff richtig erkannt und gut charakterisirt: man finde in seinen Beobachtungen bestätigt, was schon andere gefunden, dass bei jeder Pflanze die Wachsthumsintensität erst zunimmt, dann ein gewisses Maximum erreicht, und (mit grossen Fluktuationen) längere oder kürzere Zeit auf einer gewissen Höhe bleibt, um darauf mehr oder minder schnell bis zum Nullpunkt zu fallen.

„Vergleicht man die Temperaturangaben mit den Wachsthumsgeschwindigkeiten, so sieht man in der Regel das Steigen und Fallen der Temperatur gepaart gehen mit dem Zu- und Abnehmen der Wachsthumsintensität." Ich habe auch Rauwenhoff's ausserordentlich zahlreiche Angaben graphisch dargestellt und finde, in Uebereinstimmung mit seinem Satze, dass die Temperatur- und Wachsthumskurven in dem Grade gleichsinnig laufen, als es bei Beobachtungen im Freien überhaupt zu erwarten ist.

Zum Schluss nenne ich einfach diejenigen Publikationen, in denen zwar Wachsthumsmessungen mitgetheilt sind, die aber keine oder nur ganz ungenügende Temperaturangaben, oder Angaben über sonstige Wachsthumsbedingungen enthalten; dergleichen Mittheilungen geben Räthsel auf, ohne etwas zur Lösung wissenschaftlicher Aufgaben beizutragen.

Seitz, Ueber Agave americana (Verhandl. des Vereins zur Beförd. des Gartenbaues in den preuss. Staaten 1832, p. 57).

Graefe, Ueber den Blüthenstamm der Littaea geminiflora (Flora 1843, p. 36).

Wallich's Schreiben an Martius betreffend Messungen am Stamm von Bambusen (Flora 1848, p. 510).

Duchartre, Messungen an Blättern von Colocasia antiquorum (Ann. des sciences nat. T. XII, p. 270. — 1859).

Ch. Martins, Beobachtungen über Dasylirion gracile und Phormium tenax (mit Beachtung der grossen Periode (Floraison en pleine terre du Dasylirion gracile. Montpellier 1866).

Duchartre, Observations sur l'accro. de quelques pl. pendant le jour et pendant la nuit (in Comptes rendus de l'Acad. des sc. 1866, p. 820); ganz unbrauchbar.

Würzburg, den 18. August 1871.

Erklärung der Tafeln.

Die Konstruktion und Bedeutung der Kurven wird durch den Text und die zugehörigen Tabellen im Allgemeinen hinreichend verständlich sein; es erübrigt nur noch, einige Bezeichnungen zu erklären.

Die Temperaturkurven sind überall durch unterbrochene Linien bezeichnet: t° *C.* und t^{0} *R.* bedeutet dabei, dass die Temperatur nach der Celsius'schen, resp. Reaumur'schen Theilung des Thermometers gemessen ist; *stt*^{0} bedeutet, dass die Kurve nach den stündlichen Temperaturbeobachtungen am Tage konstruirt ist. — Die neben der Abscissenlinie links stehende Bezeichnung 10^{0}, 12^{0} u. s. w. bedeutet, dass die Temperaturen in Zehntelgraden oberhalb dieses Grades über der Abscissenlinie verzeichnet sind.

Die Kurve der grossen Periode des Wachsthums ist auf Tafel I. für die grüne Pflanze durch eine einfache starke Linie *gr.*, *gr.*, für die etiolirte Pflanze

durch die Doppellinie *ét*, *ét* bezeichnet; auf Tafel II bedeuten die Doppellinien die grossen Zuwachsperioden.

Mit Ausnahme von Taf. I. sind die Kurven der stündlichen, drei- oder mehrstündigen Zuwachse überall durch starke einfache Linien *z* bezeichnet: auf Tafel V, VI, VII bedeutet *stz* die Kurve der stündlichen, $3z$ die der dreistündigen Zuwachse: die Doppellinien mit der Bezeichnung $\frac{3z}{t-10}$ sind nach den Werthen der ebenso bezeichneten Kolumnen der betreffenden Tabellen konstruirt; der Ausdruck $\frac{3z}{t-10}$ bedeutet, dass der dreistündige Zuwachs durch die zugehörige dreistündige Mitteltemperatur weniger 10° dividirt worden ist.

XXXI.

Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln

1873.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. Bd. I, 1874, Heft III, 1873.)

Beobachtungsmethoden.

§ 1. Die Mehrzahl der hier zu beschreibenden Beobachtungen wurde an einer sehr grosssamigen Varietät von Vicia Faba gemacht; ein lufttrockener Same wog im Durchschnitt 2,9 Grammen; mit Wasser völlig durchtränkt nahezu 6 Grammen. Ich wählte diese Pflanze besonders deshalb, weil die Hauptwurzel ihrer Keimpflanze eine beträchtliche Dicke (1,5 bis 2,5 mm) besitzt und weil die grossen Kotyledonen dem sich bildenden Wurzelsystem eine reichliche Quantität von Nahrungsstoffen darbieten. Zur Vergleichung wurden jedoch auch zahlreiche Versuche mit Keimpflanzen von Pisum sativum, Phaseolus multiflorus, Cucurbita Pepo, Quercus Robur, Polygonum Fagopyrum, Lepidium sativum, Zea Mais und Triticum vulgare gemacht. Zur Entscheidung einzelner Fragen waren mir die sehr dicken und rasch wachsenden Keimwurzeln von Aesculus Hippocastanum von besonderem Werth; doch konnte ich sie erst im Herbst und leider in nicht ganz genügender Zahl verwenden.

Bei der grossen Empfindlichkeit der Wurzeln für die verschiedensten, oft unmerklichen äusseren Einflüsse, bei ihren individuellen Verschiedenheiten und der daraus hervorgehenden Ungleichartigkeit der Versuchsresultate, auf die ich noch mehrfach zurückkomme, ist es nöthig, die Wachsthumserscheinungen derselben an sehr zahlreichen Exemplaren zu beobachten, um das Allgemeingiltige von dem Zufälligen unterscheiden zu können. Dass ich es in dieser Hinsicht an Geduld und Ausdauer nicht habe fehlen lassen, mag man daraus entnehmen, dass im Lauf der Untersuchung nicht weniger als 10 Kilo Samen von Faba, also über 3000 Stück, und etwa 2 Kilo Erbsen durch meine Hände gegangen sind.

§ 2. Die Vorbereitung der Samen zur Beobachtung in den unten zu beschreibenden Apparaten wurde dadurch eingeleitet, dass sie zunächst 24—30 Stunden lang in Brunnenwasser liegen blieben, welches während dieser Zeit 2—3 Mal erneuert wurde; die damit verbundene Waschung hat den Zweck, Fäulniss und Bakterienbildung in der die Samen umgebenden Flüssigkeit zu beseitigen, da diese immer organische Stoffe aus jenen aufnimmt. Ein längeres Liegen unter Wasser ist unnöthig, da auch die grössten Fabasamen in 24—30 Stunden bei 18—20° C. mit Wasser völlig durchtränkt und zum Austreiben der Wurzel selbst in feuchter Luft befähigt sind; es ist sogar schädlich, weil die zum Waschen der Wurzel nöthige Athmung der Kotyledonen unter Wasser beeinträchtigt ist, wie Versuche (s. unten) zeigen. — Noch vor dem Hervortreten der Hauptwurzel wurden die Samen in feuchte Sägspäne gelegt, die vorher jedesmal zwischen den flachen Händen gerieben und zu einem möglichst lockeren Keimlager in grösseren Holzkästen zubereitet waren; diese Vorsicht ist nöthig, um einerseits in dem lockeren Medium recht gerade gewachsene Wurzeln zu bekommen und anderseits durch die genannte Zubereitung der Sägspäne eine genügende Durchlüftung derselben zu erzielen und Schimmelbildung nicht aufkommen zu lassen.

Die grossen Samen, wie die von Faba, Phaseolus, Quercus, Cucurbita, Aesculus, wurden immer einzeln ausgelegt; die von Faba so mit der Mikropyle abwärts, dass die austretende Hauptwurzel keine Krümmung zu machen brauchte, um senkrecht hinabzuwachsen; die anderen legte man horizontal, so dass die Wurzel nach ihrem Austritt einen rechten Winkel mit der Längsachse des Samens machte. Kleine Samen wurden einfach ausgestreut und dann gleich jenen bedeckt.

Durch immer wiederholte neue Aussaaten sorgte ich dafür, dass täglich zahlreiche Keimpflanzen in verschiedener Entwickelung vorhanden waren, um jeden neu ausgedachten Versuch sofort in Scene setzen zu können.

Bei dem Herausnehmen aus den Sägspänen wurden die Keimpflanzen sofort in reines Brunnenwasser gelegt und sorgfältig gewaschen. Die gereinigten Keime dürfen jedoch nicht lange, höchstens einige Stunden im Wasser liegen bleiben, da sonst die Wurzelspitzen sehr leicht erkranken. Ueberhaupt wurde die äusserste Sorgfalt darauf verwendet, dass nur ganz gesunde und kräftig wachsende Keime den Versuchen dienten. Besonders ist hervorzuheben, dass Wurzeln, deren Haube zu einer gummiähnlichen oder gelatinösen Masse aufquillt, bald zu wachsen aufhören und erkranken.

§ 3. Als Rezipienten, in denen die Entwickelung der Keimwurzeln weiter fortschreiten und der Beobachtung leicht zugänglich sein sollte, habe ich, abgesehen von manchen für bestimmte Zwecke nöthigen Einrichtungen, die ich unten beschreiben werde, folgende verwendet:

Um die Wurzeln in feuchter Luft, oder in Wasser wachsen zu lassen, benutze ich sogenannte Präparatencylinder von Glas, mit 3—4 Liter Raum. Die einen sind hoch und enger, wie Fig. 50 *A*, von circa 31 cm Höhe und 12 cm Durchmesser, die anderen niedrig und weiter, nämlich circa 20 cm hoch und 16 cm im Durchmesser. — Diese Cylinder sind mit Glasdeckeln versehen, deren abwärts gebogener Rand (vgl. *B*) in die Cylindermündung eingeschliffen ist und einen Hohlraum umschliesst, der mit einer Korkscheibe (*Bc*) von 2—3 cm Dicke ausgefüllt wird. So lange die Cylinder in Gebrauch sind, werden die Korkscheiben mit Wasser durchtränkt erhalten; entsteht etwa Schimmel an ihnen, so hält man den Deckel über eine Gasflamme, bis der durchtränkte Kork überall bis fast zur Siedhitze erwärmt ist. An dieser Korkscheibe werden nun die Keimpflanzen

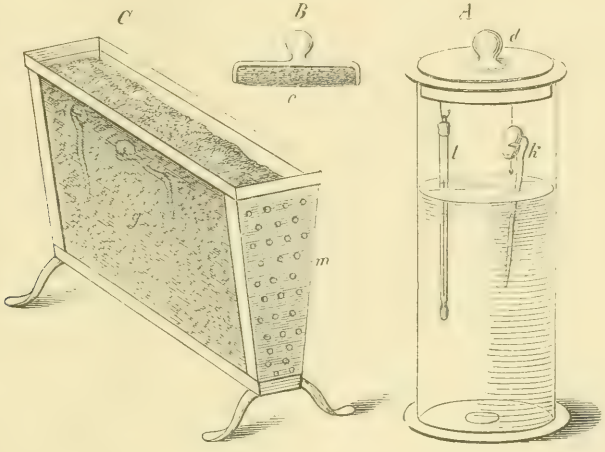


Fig. 50.

mittels langer, reiner, nicht rostender Stecknadeln befestigt (*Ak*). Für manche Versuche braucht man Nadeln von 10—12 cm Länge, die ich aus platirtem Draht anfertigen lasse. — Sollen die Wurzeln in Wasser wachsen, so werden etwa $^2/_3$ des Raumes damit gefüllt, so dass noch 1 Liter Luft vorhanden ist; die Samen müssen, wenn die Wurzeln gesund bleiben sollen, so angesteckt werden, dass die Kotyledonen sich über dem Wasser in Luft befinden. — Kommt es darauf an, die Wurzeln in feuchter Luft wachsen zu lassen, so wird nur der Boden des Cylinders mit Wasser bedeckt und die Wände befeuchtet.

Die Temperatur wird an kleinen, in $^1/_{10}{}^0$ C. getheilten Thermometern, die innerhalb der Cylinder aufgehängt sind (Fig. 50 *A*), beobachtet.

Da das Brunnenwasser gewöhnlich eine andere Temperatur hat, als der Beobachtungsraum, und da es bei den folgenden Versuchen überall

darauf ankommt, die Keime bei möglichst konstanter Temperatur zu beobachten, so ist es nöthig, das Wasser einen Tag vor dem Gebrauch des Cylinders in diesen einzufüllen und ihn im Beobachtungsraum stehen zu lassen, so dass bei Beginn des Versuchs die Temperatur des Wassers mit der Umgebung sich genügend ausgeglichen hat.

Um eine sehr fühlbare, von den bisherigen Beobachtern gelassene Lücke auszufüllen, nämlich die Entwickelung der Wurzeln in ihrem eigentlichen Element der Erde, direkt zu beobachten, verwende ich Kästen, von verschiedener Form und Grösse, die darin übereinstimmen, dass sie Seitenwände von Glas oder dünnen Glimmerplatten besitzen, welche nicht senkrecht, sondern um etwa 10° gegen den Horizont geneigt sind, wie z. B. aus Fig. 50 *C* ersichtlich wird. Das Gestell des Kastens, in welches die durchsichtigen Platten leicht eingelassen werden können, besteht aus starkem Zinkblech, ebenso ein Deckel, der mit übergreifendem Rande die obere Oeffnung schliesst: der Boden des Kastens, seine metallenen Seitenwände, sowie der Deckel, sind mit zahlreichen kleinen Löchern versehen, um den Luftwechsel in der einzufüllenden Erde zu begünstigen. Je nach Bedürfniss sind die Kästen wie Fig. 50 *C* niedriger, die Glaswände 18 cm hoch, 28 cm breit, oder hoch und schmal, die Glaswände 38 cm hoch und 18 cm breit. Ausserdem kann man auch Kästen von quadratischem Querschnitt mit vier geneigten Glasscheiben brauchen. — Die Kästen mit Glasscheiben sind vorwiegend zur Beobachtung des Wachsthums der Nebenwurzeln geeignet und müssen deshalb eine beträchtliche Grösse haben. Um die Abwärtskrümmung der Hauptwurzeln in Erde zu sehen, genügen viel kleinere Kästen, bei denen die durchsichtigen Wände aus Glimmerplatten bestehen: diese sind auch bei 0,2 mm Dicke noch fest und steif genug, um in Scheiben von 13—14 cm im Quadrat verwendet zu werden. Die geringe Dicke ist aber wünschenswerth, wenn es darauf ankommt, die Form und die Partialzuwachse sich krümmender Wurzeln zu bestimmen, da hierbei der Maassstab sowohl, wie die auf sehr dünne Glimmerplatten eingeritzten Kreissysteme an der Aussenseite der durchsichtigen Wand angelegt werden.

Die in diese Kästen einzufüllende Erde ist die leichte, schwarze, sehr humose Gartenerde, wie sie für Gewächshauspflanzen verwendet wird. Sie wird vor dem Gebrauche so angefeuchtet, dass sie sich eben noch zwischen den Händen zu einer feinkrümligen Masse zerreiben lässt, dann durch ein Sieb geworfen, dessen Oeffnungen 1,5 mm im Quadrat messen, und dann eingefüllt. In diesem Zustand enthält die Erde Wasser genug, um bei einer Versuchsdauer von einigen Tagen ein sehr rasches und kräftiges Wachsthum der Wurzeln zu gestatten; sie während dieser Zeit zu begiessen, ist überflüssig und würde in vielen Fällen die Beobachtung nur stören. Wenn man nicht etwa ausdrücklich andere Bedingungen wünscht, ist die

gesiebte Erde nur einzurütteln, nicht aber fest zu drücken. Vor Beginn jedes neuen Versuches wurde die Erde ausgeleert, die Glas- oder Glimmerplatten gewaschen und die neu befeuchtete und abermals gesiebte Erde wieder eingefüllt. — In manchen Fällen ersetzte ich die Erde durch reinen Kiessand.

In die nicht ganz gefüllten Kästen wurden nun die keimenden Samen so gesteckt oder gelegt, dass gleich anfangs die Hauptwurzel der durchsichtigen Wand dicht anliegt; es erfordert Aufmerksamkeit, die zum Zudecken dienende Erde so aufzulegen, dass dabei die Wurzel nicht unsichtbar wird. Da die letztere immer senkrecht abwärts zu wachsen sucht, so legt sie sich an die geneigte Wand immer fester an und bleibt sichtbar. Dabei ist allerdings die Wurzel auf dieser Seite von der Erde entblösst, allein die Versuche zeigen, dass auch unter diesen Verhältnissen die Eigenthümlichkeiten des Wachsthums in Erde deutlich hervortreten.

Bezüglich der Beobachtung der Nebenwurzeln in diesen Kästen ist der betreffende letzte Abschnitt zu vergleichen.

§ 4. Ich werde im Folgenden wiederholt auf das Verhalten von Keimpflanzen hinweisen, die in einem, um horizontale Achse langsam rotirenden Rezipienten wachsen. Da ich beabsichtigte, das Verhalten wachsender Pflanzentheile, welche auf diese Weise der Wirkung der Gravitation und der Centrifugalkraft entzogen wird, zum Gegenstand weiterer Untersuchungen zu machen, so will ich hier nur das zum Verständnisse gelegentlicher Hinweise Nöthige kurz erwähnen [1]).

Werden Keimpflanzen in einem mit feuchter Luft gefüllten Rezipienten befestigt, der sich um seine horizontale Achse kontinuirlich und gleichförmig, aber so langsam dreht, dass keine Centrifugalwirkung zu Stande kommt, (eine Umdrehung in 10—20 Minuten) so kann die Gravitation keine Krümmung weder an der Wurzel, noch am Stengel, noch an Blattstielen bewirken, weil nach und nach jede Seite des Organs während gleicher Zeiten oben und unten liegt, gleichgiltig, welchen Winkel die Wachsthumsachse des Organs mit der Rotationsachse des Rezipienten bildet. Ist nun das Organ allseitig gleichwachsend, d. h. ist sein Längenwachsthum aus inneren Ursachen gleichmässig um die Wachsthumsachse vertheilt, so muss es in jeder Richtung gerade fortwachsen, in welcher man es im Rezipienten befestigt hat, sei es quer oder schief zur Rotationsachse oder auch parallel derselben. Ist dagegen das Wachsthum aus inneren Gründen auf der einen Seite der Wachsthumsachse eines Organs kräftiger als auf der anderen, so muss es sich krümmen und die Richtung der Krümmung sowohl, wie die

[1]) Eine erste Notiz darüber habe ich in der physik. mediz. Gesellsch. in Würzburg 16. März 1872 gegeben. (Vergl. unsere Abhandlung XXXVII.)

Lage der Krümmungsebene ist allein von den inneren Ursachen (den Symmetrieverhältnissen der Pflanze) abhängig, da die Wirkung der Schwere und Centrifugalkraft durch eine langsame Rotation ausgeschlossen ist, die des Lichts aber durch Verfinsterung leicht ausgeschlossen werden kann. Treten demnach bei, im Finstern langsam rotirenden Pflanzen Krümmungen an Wurzeln, Stengeln, Blättern auf, oder sprossen die seitlichen Organe unter bestimmten Winkeln aus den Mutterorganen hervor, so weiss man, dass dies von äusseren Ursachen unabhängig geschieht. Man hat also an der langsamen Rotation ein bequemes Mittel, zu entscheiden, ob gewisse Richtungsverhältnisse und Krümmungen der wachsenden oder neu entstehenden Organe von äusseren oder von inneren Ursachen bewirkt werden. Diese Bemerkungen mögen hier vorläufig genügen.

§ 5. Um den Einfluss des Lichts auszuschliessen und die Temperaturschwankungen zu mässigen, wurden die Glascylinder und Erdkästen in einen geräumigen, innen schwarz angestrichenen Holzschrank mit drei Etagen gestellt. Er steht in einem grossen Saale, dessen Temperatur auch im zeitigen Frühjahr und Spätherbst durch Heizung so regulirt wird, dass die Schwankungen nur wenige Grade (C.) betragen; innerhalb des Schrankes jedoch schwanken die Thermometer nur um 1^0 C., zuweilen nur um $0{,}5^0$ C. in 24 Stunden, wenn die Thüren täglich nur 2—3mal geöffnet werden. — Die Beobachtungen wurden meist zwischen 18 und 24^0 C. gemacht; diese Temperatur ist immer vorauszusetzen, wenn nicht ausdrücklich andere Zahlen genannt sind. Wo ich bei den Versuchen Mitteltemperaturen angebe, sind dieselben aus wenigstens drei täglichen Beobachtungen (Morgens, Mittags und Abends) gewonnen. Wenn es bei vergleichenden Versuchen darauf ankam, die Temperatur mit in Betracht zu ziehen, da wurde besondere Sorgfalt darauf verwendet, die Schwankungen auf ein Minimum herabzudrücken und in den verschiedenen Apparaten nahezu gleiche Temperatur zu bekommen. Die Keimpflanzen in kleinen Apparaten künstlich zu heizen, ist mit manchen Uebelständen verbunden und bei der grossen Zahl der von mir gleichzeitig beobachteten Keimpflanzen, kaum ausführbar.

§ 6. Um die Vertheilung des Wachsthums an der Wurzel kennen zu lernen und dieselbe mit anderen Erscheinungen, eintretenden Krümmungen, Knotenbildungen u. dergl. zu vergleichen, ist es nöthig, Marken anzubringen, wozu Duhamel feine Silberdrahtstücke, Ohlert und die neueren Beobachter farbige Striche oder Punkte brauchten. Ich bediene mich zu diesem Zweck des besten, echt chinesischen schwarzen Tusches, der auf einer Porzellanplatte mit Wasser aufgerieben und dann mittels eines ziemlich steifen, sehr spitzen Pinsels in Form möglichst dünner, aber tief schwarzer Querstriche auf die Wurzel aufgetragen wird. Der Tusch enthält nichts der Wurzel Schädliches, der ungemein fein zertheilte Russ aber

haftet so fest, dass selbst mehrtägiger Aufenthalt der markirten Wurzeln in Wasser ihn nicht abspült. Vor dem Auftragen der Striche muss man die Wurzel abtrocknen, was am besten mit einem Stück dünner, weicher Leinwand geschieht, die man um jene herumlegt und mit leichtem Druck nach der Spitze hingleiten lässt. Nachdem die Marken aufgetragen sind, lasse ich die Keimpflanzen 1—2 Minuten in feuchter Luft liegen, um dem Tusch zu festem Adhäriren Zeit zu lassen, wenn die Wurzel in Wasser oder Erde weiter wachsen soll.

Die Lage und Entfernung der Marken richtet sich nach der Absicht der Versuche und wird, wo es nöthig ist, näher bezeichnet werden; auch auf die Verbreiterung der Striche durch das Wachsthum komme ich zurück.

Um der Keimpflanze eine feste Lage zu geben und die Anfertigung der Marken mit grösserer Ruhe und Genauigkeit vornehmen zu können, benutze ich eine grosse, glatte Korkplatte von etwa 2 cm Dicke, an deren linkem Rande mittels einer runden Feile verschiedene grosse Kerben eingefeilt sind; von jeder derselben gehen auf der Oberfläche des Korkes einige mit dünner runder Feile gemachte Rinnen nach verschiedenen Richtungen aus. Man probirt nun, in welche Kerbe der Same sich mit einiger Reibung so einschieben lässt, dass er festhält und seine Wurzel zugleich in eine der Rinnen zu liegen kommt. Neben diese legt man eine Millimetertheilung auf Holz oder Papier so, dass man die mit dem Pinsel aufzutragenden Querstriche als Verlängerungen der Theilstriche des Maassstabes ziehen kann.

§ 7. Die Messung der gewachsenen markirten Wurzeltheile wurde, wenn es sich um Wachsthum ohne Krümmung handelte, einfach durch Anlegung des Maassstabes ausgeführt, wobei die Keimpflanze, wenn sie nicht in Erde lag, ebenso, wie bei der Markirung, festgelegt wurde. In beiden Fällen kann der Fehler 0,1 mm betragen; ich habe mich überzeugt, dass ich keine grösseren Fehler mache und bei der Natur der durch Messungen hier zu gewinnenden Resultate genügt diese Genauigkeit.

Zur Messung der Krümmungsradien und Bogenlängen gekrümmter Wurzeln benutze ich dünne Glimmerplatten, auf denen Systeme konzentrischer Kreise von bekanntem Radius mit der Zirkelspitze eingeritzt sind. Die Viertelkreise theile ich jedoch nicht in 90°, sondern durch leichter und genauer auszuführende fortgesetzte Halbirung in 8, 16, 32 Theile; man berechnet für jeden Radius die Länge eines solchen Bogenstückes und benutzt die so entworfene Tabelle zur Berechnung der Bogenlängen an den gekrümmten Wurzeln. Befindet sich eine solche in Erde hinter einer Glimmerplatte, so lege ich das mit der Kreistheilung versehene Glimmerplättchen auf diese und probire, welcher Kreis mit der Krümmung oder einem Theil der Krümmung der konvexen Seite oder nach Umständen der konkaven

Seite der Wurzel zusammenfällt; durch bereitgehaltene gummirte Papierstreifen wird die getheilte Platte auf der Glimmerwand des Kastens befestigt und nun die weitere Beobachtung vorgenommen. Fig. 51 zeigt die hinter der Glimmerwand liegende gekrümmte Wurzel (schattirt) in verschiedenen Entwickelungszuständen; die konzentrischen Halbkreise dagegen bringen einen Theil des auf dem getheilten Plättchen verzeichneten Kreissystems zur Anschauung; die Zahlen 5, 8, 10 . . bedeuten die Längen der Radien in Millimetern.

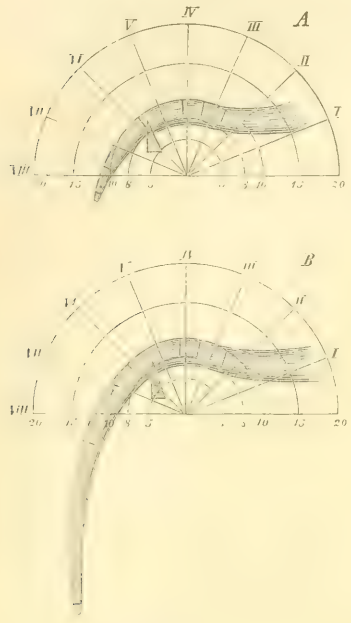


Fig. 51.

Wurzel von Faba in Erde hinter einer Glimmerwand liegend, in verschiedenen Stadien der geotropischen Krümmung; die Kreise sind auf einem Glimmerplättchen eingeritzt, welches auf der Aussenseite der Glimmerwand befestigt ist.

Der zuerst entstandene Theil der Krümmung an der Wurzel ist, wie dieses Verfahren zeigt, ein Kreisbogen oder doch von einem solchen nicht zu unterscheiden; indem die Spitze aber nach eingetretener Krümmung weiter wächst, wird der Krümmungsradius des sich verlängernden Theils immer grösser. Ich komme auf dieses Verhalten unten zurück, und erwähne es hier nur, um darauf hinzuweisen, dass die Messung der Bogenlängen der konkaven und konvexen Seite nur für den zuerst gekrümmten Theil der Wurzel nach diesem Verfahren mit hinreichender Genauigkeit möglich ist, und dass der annähernd parabelähnliche Verlauf der weiter wachsenden Wurzel andere Messungsmethoden erfordern würde, wenn darauf bezügliche Fragen zu entscheiden wären. Zur Bestimmung der Krümmungsradien und Bogenlängen der einzelnen markirten Stücke genügt es jedoch, für jedes derselben denjenigen Kreis aufzusuchen, der am genauesten damit zusammenfällt.

§ 8. Um ein klares Bild von dem Verhalten der wachsenden Wurzelspitze zu ihrer Umgebung zu gewinnen, ist es nöthig, die durch das Wachsen bewirkten Ortveränderungen der auf der Wurzel aufgetragenen Marken mit einem festen, unveränderlichen Index zu vergleichen. Bei in Luft oder Wasser wachsenden Wurzeln kann man dazu die zur Befestigung des Keims dienende Nadel benutzen (Fig. 57); liegt die Keimpflanze in Erde hinter einer durchsichtigen Wand, so bediene ich mich kleiner, spitz dreieckiger Stückchen gummirten Papiers, die ich aussen auf der Wand so aufklebe, dass die Spitze des Index mit einer bestimmten Marke der Wurzel zusammenfällt; so war z. B. die Lage des ersten Theilstrichs der Wurzel in

Fig. 51 anfangs, als dieselbe horizontal gelegt wurde, durch die Spitze des kleinen auf der Fig. sichtbaren Papierdreieckes bezeichnet und man sieht wie in Folge des Wachsens bereits zwei Theilstriche der Wurzel an dem Index vorbeigewandert sind.

Biegsamkeit und Elasticität der Wurzeln.

§ 9. Wenn eine gerade oder gekrümmt wachsende Wurzel mit ihrer Spitze auf einen ihr widerstehenden Körper trifft, so biegt sie sich. Zur Beurtheilung der dabei eintretenden Erscheinungen, die weiter unten näher betrachtet werden sollen, ist es nöthig, im Voraus zu wissen, wie sich dabei die verschieden alten Regionen der Wurzel verhalten und ob die Biegungen mehr oder minder vollkommen wieder ausgeglichen werden; eine allgemeinere Untersuchung der Elasticitätsverhältnisse lag dagegen ganz ausserhalb der hier verfolgten Untersuchung. Das was ich zu wissen wünschte, liess sich in folgender Art feststellen.

Auf eine grosse glatte Korkplatte wurde ein steifer Karton gelegt und auf diesen eine Keimpflanze von Faba oder Pisum, die mittels zweier Nadeln so festgesteckt wurde, dass die 3—16 cm lange Wurzel frei horizontal über dem Karton schwebte, ohne diesen zu berühren, aber nur 1—2 mm von ihm entfernt. — Mit der Spitze einer aufrecht gehaltenen Nadel, welche die Wurzel hinter ihrem Vegetationspunkt berührte, wurde nun die Wurzelspitze seitwärts geschoben, bis eine mehr oder minder beträchtliche Biegung erreicht war, dann wurde die Nadel festgesteckt und die Wurzel auf diese Weise während längerer oder kürzerer Zeit in der gebogenen Lage festgehalten. Mit einem fein zugespitzten Bleistift wurde nun die Form der gebogenen Wurzel, indem ich dieselbe umfuhr, auf dem Karton verzeichnet, nachdem schon vor der Biegung die ursprüngliche Ruhelage ebenso bezeichnet worden war. Zieht man nun die Nadel heraus, so schnellt die Wurzel elastisch zurück, jedoch ohne ihre ursprüngliche Lage zu erreichen und ohne gerade zu werden. In Fig. 52 zeigt *a* eine gerade Wurzel in ihrer natürlichen Lage, *b* die ihr aufgenöthigte Krümmung, *c* die Lage, in welche sie zurückgeht, wenn der seitliche Druck aufhört. — Auf diese Weise wurden die Formen einer Anzahl Wurzeln verzeichnet: die Betrachtung der Linien zeigte Folgendes:

1. Die Krümmung der Wurzel in der Lage *b* ist nicht ein Kreisbogen, vielmehr giebt es eine Stelle, wo die Krümmung ein Maximum, der Krümmungsradius ein Minimum erreicht. Von dieser stärkst gebogenen Stelle (Fig. 52 *k*) aus nimmt die Krümmung nach vorn und hinten stetig ab, indem die entsprechenden Krümmungsradien wachsen. — Der Ort der stärksten Krümmung liegt immer weit hinter der Spitze, und zwar immer in einer Region der Wurzel, welche schon vollständig ausgewachsen ist, ja bereits vor längerer Zeit aufgehört hat zu wachsen; während die wachsende Region von

der Spitze aus bei Faba ungefähr 1 cm weit (s. unten) zurückreicht, liegt dagegen die biegsamste Stelle einer 6—8 cm langen Wurzel 2—3, selbst 3—4 cm weit zurück. Zeichnet man auf einem Pauspapier die Form der Wurzel in der Lage *b* und legt man das Bild auf die Form in der Lage *a*, so bemerkt man, dass die vordere, in raschem Wachsen begriffene Region sich bei diesem Verfahren nicht merklich gekrümmt, ihre Form beibehalten hat. Das wachsende Ende ist also für eine Kraft, welche die ausgewachsene Region stark krümmt, starr, biegungsunfähig. — Da nun die Wurzel die Form eines sehr schlanken Kegels besitzt, so leuchtet ein, dass die biegsamste Stelle dicker ist, als die jüngere und dünner, als die ältere Region der Wurzel; der Einfluss der Dicke auf die Biegsamkeit wird also offenbar von anderen Eigenschaften überwogen, die sich während der Entwickelung der Gewebe verändern. Es wäre Aufgabe einer besonderen Untersuchung, aus der histologischen Vergleichung der verschieden alten Querzonen der Wurzel die Ursachen ihrer verschiedenen Biegsamkeit nachzuweisen; da übrigens ähnliche Erscheinungen auch bei wachsenden Stengeln auftreten, so wäre die Untersuchung gleichzeitig auf diese auszudehnen. Für meinen hier verfolgten Zweck war es jedoch unnöthig, auf diese Frage einzugehen, da mir die Kenntniss der Thatsache als solcher genügt.

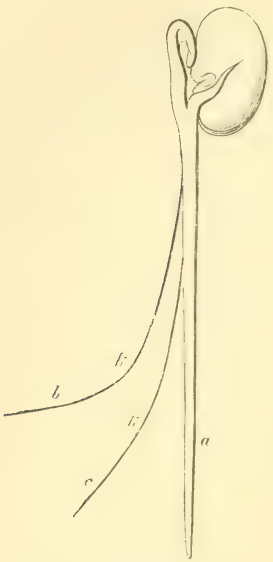


Fig. 52.

2. Die Elasticität der Wurzel ist sehr unvollkommen, denn wenn die ihr aufgenöthigte Biegung auch nur sehr kurze Zeit (selbst nur einige Sekunden) gedauert hat und wenn die Biegung auch nur gering war, so schnellt sie doch nicht wieder in ihre ursprüngliche Lage zurück; es finden also bei der Biegung innere z. Th. bleibende Veränderungen statt, die sehr rasch, wie es scheint im Augenblick der Biegung selbst und zwar vorwiegend in der jüngeren, aber vollkommen ausgewachsenen Region eintreten. — Da die Wurzeln in Luft sehr bald welken und erschlaffen, lag die Vermuthung nahe, die beträchtliche bleibende Formänderung der in Luft gebogenen Wurzel könne vielleicht ein Zeichen mangelhafter Turgescenz der Zellen sein, obgleich die Kürze der Beobachtungszeit eine bedeutende Erschlaffung kaum annehmen liess; allein die bleibende Formänderung nach einmaliger Biegung war ebenso beträchtlich wenn der Versuch unter Wasser gemacht wurde. Zu diesem Zweck wurden die völlig turgescenten Keimpflanzen auf glatten Holzbrettchen befestigt und mit diesen unter Wasser gesenkt, worauf die oben beschriebenen

Manipulationen vorgenommen und die Lagen der Wurzel unter Wasser auf dem Holz verzeichnet wurden. Der Erfolg war derselbe wie vorhin und die Wurzeln kehrten selbst nach 3 Stunden unter Wasser nicht wieder in ihre ursprüngliche Form und Lage zurück.

Einige Beispiele mögen das Gesagte verdeutlichen, wobei *b* die Lage der aufgenöthigten Krümmung, *c* die Lage nach dem Zurückschnellen bedeutet (Fig. 52).

Biegung in Luft.

Wurzeln von Pisum sativum, 1/4 Minute lang in der Lage *b* gehalten:

Länge der Wurzel	Kleinster Krümmungsradius in *b*	Entfernung der stärkst gekrümmten Region von der Spitze	Kleinster Krümmungsradius in der Lage *c*.
34 mm	10 mm	11 mm	25 mm
28 „	8 „	9 „	15 „
30 „	10 „	10 „	15 „

Wurzeln von Vicia Faba, 1/4 Minute in der Lage *b* gehalten:

95 mm	25 mm	45 mm	30 mm

eine andere Wurzel, 5 Min. in der Lage *b*:

133 mm	30 mm	63 mm	50 mm

Biegung unter Wasser.

Wurzeln von Vicia Faba.

Länge der Wurzel	Kleinste K.-R. in Lage *b*.	Entfernung der stärkst gekr. Region von der Spitze	Kleinster K.-R. in Lage *c*.
70 mm	20 mm	33 mm	30 mm
63 „	15 „	38 „	25 „

Nach dreistündigem Liegen unter Wasser hatten beide Wurzeln noch eine Krümmung von circa 50 mm kleinstem Radius.

Uebrigens kann man sich durch ein noch viel einfacheres Verfahren, nicht nur von der grossen Biegsamkeit der ausgewachsenen Wurzelregion, sondern auch von ihrer sehr unvollkommenen Elasticität überzeugen; indem man nämlich frische Wurzeln von 3 oder mehr cm Länge einfach zwischen den nassen Fingern biegt; es gelingt auf diese Weise, ihnen innerhalb der Grenze ihrer Biegsamkeit fast jede beliebige Form zu geben, wie einem nur wenig elastischen Draht. — Sehr junge, kurze Wurzeln bei Faba (von 8—10 mm Länge) entbehren noch einer älteren völlig ausgewachsenen Region, die allein in hohem Grade biegsam ist; da aber die hier allein vorhandene wachsende Region, wie erwähnt wurde, nur wenig biegsam ist, so brechen so junge Wurzeln leicht bei unsanfter Berührung.

Verkürzung und Verlängerung der Wurzeln durch Veränderungen des Turgors.

§ 10. Die Wurzeln, zur Aufnahme flüssigen Wassers aus der Umgebung bestimmt, geben das Wasser auch leicht durch Verdunstung wieder ab; dabei verkürzen sie sich und werden schlaff, d. h. biegsamer als im turgescenten Zustand. Die Verkürzung ist auch dann schon messbar, ja sie erreicht 3—5 Proz. der Länge, wenn der Wasserverlust auch so gering ist, dass er dem Leben der Wurzel durchaus nicht schadet. In diesem Falle trifft die Verkürzung vorwiegend oder allein die jüngeren Theile, jedoch nicht bloss die im Wachsen begriffenen, sondern auch die jüngeren Theile der bereits ausgewachsenen Region.

Legt man eine derartig erschlaffte Wurzel in Wasser, so wird sie in einigen Minuten wieder straff, indem sie zugleich ihre frühere Länge wieder gewinnt.

Bei den hier beispielsweise angeführten Versuchen liess ich die Keimpflanze erst $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in Wasser liegen, damit die Wurzeln völlig turgescent würden. Dann wurden diese mit einem Leintuch abgetrocknet und von der Spitze aus in Zwischenräumen von je 10 mm markirt; darauf blieben die Keimpflanzen während der angegebenen Zeit in der trockenen Zimmerluft bei ca. 20° C. liegen:

Pisum sativum

Nummer der markirten Stücke	ursprüngliche Länge der Stücke	Länge nach 10 Min. in trockener Luft	Verkürzung in Prozent
IV	47 mm	47 mm	0 Proz.
III	10 „	10 „	0 „
II	10 „	9,5 „	5 „
I	10 „	8,8 „	12 „

Spitze

Ein 10 Minuten langes Liegen in Wasser brachte die verkürzten Stücke I, II wieder auf die Länge von je 10 mm.

Ficia Faba,
erste Keimpflanze

Nummer der markirten Stücke	ursprüngliche Länge derselben	Länge der Stücke nach 30 Minuten in Luft
IV	10 mm	10,0 mm
III	10 „	9,6 „
II	10 „	9,5 „
I	10 „	9,5 „

[1]) Hier wie bei allen folgenden Gelegenheiten bezeichne ich die markirten Stücke der Wurzel mit römischen Zahlen und zwar so, dass I immer das unmittelbar über der Spitze liegende Stück bedeutet.

zweite Keimpflanze

Nummer der markirten Stücke	ursprüngliche Länge derselben	Länge der Stücke nach 30 Minuten in Luft
IV	10 mm	10 mm
III	10 „	9,6 „
II	10 „	9,5 „
I	10 „	9,3 „

Bei Faba ist, wie ich unten zeigen werde, die wachsende Region 8—10 mm lang; das Stück I umfasst also vorwiegend nur diese, und die Messung zeigt, dass hier die Verkürzung beträchtlicher ist, als an den weiter rückwärts liegenden, bereits ausgewachsenen Stücken.

Je dünner eine Wurzel ist, desto kleiner kann der Wasserverlust sein, der eine bestimmte Verkürzung bewirkt und desto rascher wird diese eintreten, wenn die Wurzel in freier Luft liegt; daher zeigen die dünnen Wurzeln von Pisum schon nach 10 Minuten starke Verkürzung, die bei den dicken von Faba erst nach $^1/_2$ Stunde eintritt. Aehnlich wie die von Pisum verhält sich die Wurzel von Zea Mais.

Lässt man keimende Samen in der feuchten Luft eines Rezipienten (Fig. 50 *A*) sich weiter entwickeln, so wächst die Wurzel zwar einige Tage lang fort, erschlafft aber dabei; ich lasse es hier unentschieden, ob dies von Verdunstung in dem vielleicht nicht ganz dampfgesättigten Raum oder nur davon herrührt, dass das zum Wachsen der Wurzel nöthige Wasser nicht rasch genug aus den Kotyledonen herbeigeführt wird. Legt man solche in feuchter Luft gewachsene Wurzeln in Wasser, so verlängern sie sich, indem sie vollkommen turgescent werden, sehr beträchtlich in kurzer Zeit; z. B.

Vicia Faba.

Nummern der Pflanze	Länge des markirten in Luft gewachsenen Stückes	Länge nach 10 Min. in Wasser von 15° C.	Verlängerung durch Turgescenz
No. 1	48,2 mm	51,2 mm	6,3 Proz.
No. 2	49,5 „	52,0 „	5,0 „
No. 3	53,0 „	56,1 „	5,7 „
No. 4	44,0 „	46,5 „	5,4 „

Das vorausgegangene Wachsthum dieser Wurzeln in der feuchten Luft bei 20° C. betrug

in 22 Stunden		ergiebt auf 10 Minuten
No. 1	18,2 mm	0,13 mm
No. 2	19,5 „	0,15 „
No. 3	23,0 „	0,17 „
No. 4	15,0 „	0,11 „

Demnach betrug das Wachsthum dieser Wurzeln in feuchter Luft in 10 Minuten weniger als 0,2 mm, während die Verlängerung durch Steigerung der Turgescenz in gleicher Zeit 2—3 mm, also mehr als das 10fache von jenem ausmachte.

§ 11. Krümmung einseitig benetzter Wurzeln[1]). Legt man in feuchter Luft gewachsene, also nicht ganz turgescente Wurzeln, oder solche, deren Turgescenz durch vorheriges Verweilen in freier Luft vermindert worden ist, horizontal so auf eine Wasserfläche, dass nur die Unterseite benetzt wird, die Oberseite aber trocken bleibt, so steigt schon nach einigen Sekunden die Turgescenz der benetzten Unterseite, sie verlängert sich und bildet die Konvexität der sich aufwärts krümmenden Wurzel. Dabei wird die Wurzelspitze über die Wasserfläche emporgehoben und zwar mit so grosser Geschwindigkeit, dass man die Bewegung leicht mit dem Auge verfolgen kann. Je nachdem die Wurzel weniger oder mehr erschlafft war, kann die Länge des sich aufwärtskrümmenden Stückes 5—10, oder 30—40 mm betragen und die Spitze nur einige oder selbst 20 mm über das Niveau emporgehoben werden. Je stärker die Krümmung ist, desto steiler wird dabei das junge Ende emporgerichtet.

Es ist kaum nöthig, besonders hervorzuheben, dass die Erscheinung auch dann hervortritt, wenn man erschlaffte Wurzeln auf nasses Papier oder Holz oder auf eine benetzte Glasplatte legt.

In diesem Verfahren hat man ein sehr empfindliches Reagenz, um sehr geringe Grade der Erschlaffung und Verkürzung der Wurzeln nachzuweisen, die mit dem Maassstab nur unsicher oder gar nicht zu erkennen sind, denn es leuchtet ein, dass die Krümmung, zumal bei dünnen Wurzeln, auch dann schon deutlich hervortreten muss, wenn die Längendifferenz der trockenen Ober- und benetzten Unterseite noch eine sehr unbeträchtliche ist. Daher kommt es, dass selbst dicke Wurzeln von Faba, die kaum 1 bis 2 Minuten nach oberflächlicher Abtrocknung an der Luft gelegen haben, und an denen eine Verkürzung mit dem Maassstab noch nicht zu erkennen ist, auf Wasser gelegt, sich deutlich, wenn auch in sehr flachem Bogen aufwärts krümmen; in noch höherem Grade gilt dies natürlich für sehr dünne Wurzeln, da diese nicht nur rascher welken, sondern auch bei geringerer Längendifferenz ihrer Seiten schon deutliche Krümmung zeigen müssen. Aus dem Gesagten ist auch leicht ersichtlich, dass das sich krümmende Stück länger sein kann, als direkte Messungen der durch Welken verkürzten Wurzeln erkennen lassen.

1) Frank (Beiträge p. 43) hat die Krümmung welker Wurzeln bei einseitiger Befeuchtung schon gesehen, aber die Thatsache nicht weiter verfolgt.

Die Krümmung der einseitig benetzten Wurzel ist nicht ein Kreisbogen; sie ist viel energischer innerhalb der wachsenden Region hinter der Wurzelspitze und flacht sich nach hinten mehr und mehr ab. Man erkennt dies ohne Weiteres, wenn man eine Glimmerplatte mit einem System konzentrischer Kreise zu Hilfe nimmt und die Thatsache ist leicht erklärlich, da die unter 10 mitgetheilten Messungen zeigen, dass bei dem Erschlaffen vorwiegend die junge wachsende Region sich verkürzt. Diese wird daher auch bei der Aufsaugung des Wassers an der Unterseite desto stärker anschwellen, und somit muss in dieser Region die grösste Längendifferenz der trockenen Ober- und feuchten Unterseite, also auch die stärkste Krümmung entstehen.

Einzelne Stücke des gekrümmten Theils können aber annähernd als Kreisbogen betrachtet und als solche gemessen werden; dies ist bei den folgenden Beispielen geschehen, und zwar wurde die am stärksten gekrümmte vordere Region mit dem kleinsten Krümmungsradius gemessen.

Wurzeln von Pisum, in feuchter Luft gewachsen, eine Minute lang auf der Wasseroberfläche gelegen.

Pflanze	Krümmungsradius der stärkst gekrümmten vorderen Region.	Ungefähre Zahl der Bogengrade dieser Krümmung
No. 1	8 mm	70°
No. 2	15 „	65°
No. 3	10 „	80°

Wurzeln von Faba, in Wasser gewachsen, dann an der Luft abgetrocknet und ein wenig erschlafft; Krümmung ½ Minute nach dem Auflegen auf die Wasserfläche:

Pflanze	Kr. Rad. (wie oben)	Bogengrade (wie oben)
No. 1	30 mm	80°
No. 2	50 „	50°
No. 3	10 „	55°
No. 4	15 „	55°
No. 5	50 „	40°

Hinter diesen gemessenen Stücken liegt nun jedesmal noch ein längeres Stück mit flacher Krümmung, welche zur Hebung der Wurzelspitze über das Niveau ebenfalls beiträgt.

Ganz ähnlich verhalten sich die Hauptwurzeln von Zea Mais; es genügt, dieselben 1—2 Minuten an der Luft liegen zu lassen, nachdem man sie aus feuchten Sägspänen, wo sie gewachsen sind, herausgenommen hat, um bei dem Auflegen auf die Wasserfläche Krümmungen mit 10—20 mm Radius an der vorderen Region zu erhalten, wobei sich die Spitze mit sichtbarer Geschwindigkeit aufrichtet.

Je kürzere Zeit eine Wurzel an der Luft gelegen, je weniger sie also von ihrer Turgescenz verloren hat, desto flacher wird auch die Krümmung sein und desto mehr wird sich diese auf den vorderen, im Wachsen begriffenen Theil beschränken; wie aus dem Mitgetheilten von selbst erhellt und durch Versuche leicht dargethan werden kann. — Bei sehr dünnen Wurzeln hat man übrigens noch zu beachten, dass die Kraft, mit welcher sie sich über das Niveau zu heben suchen, durch die Grösse der Adhäsion an diesem ganz oder zum Theil überwogen werden kann; die Krümmung wird hier erst dann vollständig gesehen, wenn man die dünne Wurzel von der Wasserfläche wieder abhebt.

Um das weitere Verhalten der über das Wasserniveau emporgekrümmten Wurzelspitzen kennen zu lernen, benutze ich folgende Einrichtung: auf dem Boden eines grossen Porzellannapfes oder einer gläsernen Krystallisirschale wird mit Siegellack ein Korkstück aufgekittet, dann soviel Wasser eingegossen, dass es den Kork gerade bedeckt. Mit Nadeln werden nun die Keimpflanzen auf diesem so befestigt, dass die Wurzel ihrer ganzen Länge nach gerade auf der Wasserfläche adhärirt. Die Emporkrümmung beginnt sofort; nachdem ein Glasdeckel aufgelegt ist, um den Luftraum über dem Wasser feucht zu behalten, lässt man das Ganze ruhig stehen. Der Verlauf des Weiteren könnte wesentlich gestört werden, wenn man die im folgenden Paragraphen zu beschreibende, auf der Bilateralität der Keimpflanzen beruhende Krümmung ausser Acht liesse; es ist daher nöthig, die Samen der Papilionaceen so zu befestigen, dass einer der beiden Kotyledonen unten, die symmetrisch theilende Medianebene der Keimpflanze also horizontal liegt[1]). Dies vorausgesetzt, bleibt die Wurzelspitze über Wasser, wenn auch die Krümmung hinter ihr sich zuweilen mehr abflacht. Erst in Folge des fortschreitenden, wirklichen Wachsthums krümmt sie sich abwärts, während der konkav aufwärts gerichtete, ältere Theil seine Krümmung behält.

Richtet sich nun die fortwachsende Spitze steil nach unten, so taucht sie in das Wasser ein und wächst in demselben weiter fort, ohne sich jemals wieder über das Niveau zu erheben; ist dagegen die Abwärtskrümmung sehr flach, trifft also die fortwachsende Spitze unter einem sehr spitzen Winkel auf das Wasserniveau, so wird nun abermals nur die Unterseite des Endstückes benetzt, es erfolgt eine neue Aufrichtung der Wurzelspitze in Folge einseitiger Benetzung und auf diese folgt abermals eine durch Wachsthum veranlasste Abwärtskrümmung. Diese Vorgänge können sich mehrmals wiederholen, so dass endlich die Wurzel von 6—10 cm

[1]) Die mir anfangs noch unbekannte Bedeutung dieses Umstandes verursachte, dass eine Angabe in meiner vorläufigen Mittheilung (l. c.) mit dem hier Gesagten nicht ganz übereinstimmt.

Länge in Form einer Wellenlinie auf dem Wasser hinläuft, indem die Wellenberge derselben sich ganz über dem Niveau in Luft befinden, während die den Wellenthälern entsprechenden Stellen das Wasser mit ihrer Unterseite berühren. Ich habe dieses Verhalten wiederholt bei Mais- und Erbsenwurzeln beobachtet, bei denen von Faba gelang es jedoch nicht, eine zweite Hebung der Spitze zu sehen, da dieselbe nach der ersten Hebung, bei Beginn des Versuchs immer zu steil abwärts wuchs und so allseitig in's Wasser eintauchte, womit natürlich jede Ursache zu neuer Hebung wegfällt.

Die hier beschriebenen Erscheinungen sind von anderen Beobachtern bereits mehrfach gesehen, aber ganz anders gedeutet worden; zunächst dürften einige Angaben Hofmeister's über die Aufwärtskrümmung von Wurzeln ihre genügende Erklärung durch meine Darlegung finden; so vor Allem die in Jahrbüchern für wissensch. Bot. Bd. III, p. 90, die sich auf Lepidium, Pisum, Vicia sativa beziehen, vielleicht auch die auf p. 89. — Ich selbst habe offenbar dieselbe Erscheinung schon in meinem Handbuch der Exp.-Physiologie 1865 p. 103 Fig. 11 abgebildet, sie aber unrichtig gedeutet, indem ich die Aufwärtskrümmung bei *c*, von Hofmeister's Theorie ausgehend, für eine durch die Gravitation bewirkte „aktive" Aufrichtung hielt, was sie gewiss nicht ist; denn meine neueren Versuche zeigen, dass eine allseitig befeuchtete, oder allseitig trockene Wurzel diese Aufwärtskrümmung niemals zeigt (über andere Hebungen der Wurzeln vergl. den folgenden Paragraph). Wenn Frank[1]) bei seinen Versuchen die Aufrichtung der Wurzelspitze niemals beobachten konnte, so kann dies nur in Folge des Umstandes geschehen sein, dass seine Wurzeln allseitig nass oder allseitig trocken waren. Ich zweifle nicht, dass, wenn die genannten Beobachter, sowie Ciesielski ihre hier citirten Beobachtungen nach den von mir dargelegten Gesichtspunkten nochmals wiederholen wollten, sie genau zu demselben Resultat wie ich kommen würden. Wer Ciesielski's Darstellung p. 33 seiner Dissertation[2]) liest, wird die von mir hier beschriebenen Erscheinungen in ihren wesentlichen Elementen gewiss wiedererkennen, seine Erklärung jedoch, wonach die Aufwärtskrümmung durch ein stärkeres Wachsen der von Wasser benetzten Seite hervorgerufen sein soll, gewiss nicht gelten lassen. Schon die Geschwindigkeit dieser Aufwärtskrümmung, die unter den Augen des Beobachters stattfindet, die aber Allen, auch mir früher entgangen ist, zeigt, dass es sich dabei nicht um Wachsthum handelt, während der Umstand, dass nur trockene Wurzeln, die einen Theil ihrer

[1]) Frank, Beiträge zur Pflanzen-Physiologie. (Leipzig 1868), p. 31 und botan. Zeitg. 1868, p. 579 ff.

[2]) Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Breslau, 1871; die betreffende Stelle habe ich in unserem 2. Heft, p. 219 wörtlich citirt.

Turgescenz verloren haben (was unter den Händen des Experimentators während der Präparation des Versuchs geschieht), die Erscheinung bei einseitiger Benetzung zeigen, in dem unter § 10 Gesagten seine volle Erklärung findet. Damit fällt nun aber auch Ciesielski's ganze Theorie der Abwärtskrümmung (l. c. p. 32) hinweg, gegen die ich mich bereits in dem zweiten Heft „der Arb. d. bot. Inst. in Würzburg" p. 220 aus anderen Gründen ausgesprochen habe.

Um über meine Auffassung der hier beschriebenen Vorgänge an Wurzeln keinen Zweifel zu lassen, will ich noch einmal hervorheben, dass die Aufwärtskrümmung des vorderen Wurzeltheils, in Folge einseitiger Benetzung der Unterseite, nicht durch Wachsthum, sondern durch Steigerung der Turgescenz dieser Seite hervorgerufen wird; in Folge dieser kann später auch eine Steigerung des Wachsthums auf dieser Seite eintreten und die Krümmung zu einer bleibenden machen; die Aufwärtskrümmung selbst aber ist in ihrer Entstehung allein von der durch Wasseraufnahme gesteigerten Längenzunahme der Zellen der Unterseite hervorgerufen. Die Abwärtskrümmung dagegen, welche später innerhalb derjenigen Region eintritt, in welcher sie auch sonst überall erfolgt, ist allein Folge des stärkeren Wachsthums der Oberseite dieses Theils und nach den in den folgenden Abschnitten gegebenen Gesichtspunkten zu beurtheilen.

Nutationen der Hauptwurzel.

§ 12. Es ist eine sehr gewöhnliche Erscheinung, dass Wurzeln in feuchter Luft oder in Wasser, ja selbst in Erde, wenn ihre Spitze normal abwärts gerichtet ist, nicht vollkommen gradlinig fortwachsen, sondern leichte, zuweilen auch kräftigere Krümmungen zeigen, ohne dass sich dafür irgend eine wahrnehmbare Ursache angeben liesse. Es sind offenbar innere, im Gewebe selbst liegende Ungleichartigkeiten, welche es bewirken, dass das Wachsthum bald auf dieser, bald auf jener Seite der Wurzeln stärker oder schwächer, als auf der andern ist und so Krümmungen bewirkt, die sich gewöhnlich nicht wieder ausgleichen. Das Verhalten von Wurzeln, welche in langsam rotirenden Rezipienten wachsen, zeigt sogar, dass wenn der Einfluss der Schwere, der die Wurzel immer gerade abwärts zu richten sucht, aufgehoben ist, die Nutationen viel stärker auftreten; es kommt dann nicht selten vor, dass die Wurzel von Faba sich in Form eines ganzen Kreises oder einer Spirale von mehr als einem Umgang am fortwachsenden Theil, 8—10 cm entfernt vom Wurzelhals einrollt. Diese Nutation ist nicht zu verwechseln mit der krankhaften Einrollung eben aus der Samenschale austretender Wurzeln, die schon mehrfach von Anderen beschrieben worden ist; die Krümmungsebene hat durchaus keine bestimmte Beziehung zur Rotationsebene und die Konkavität der Krümmung kann auf der Vorderseite oder auf der Hinterseite der Wurzel liegen.

Als Hinterseite bezeichne ich nämlich zunächst bei den Keimpflanzen der Papilionaceen diejenige, auf welcher die Konvexität des austretenden Keimstengels liegt, so nämlich, dass die beiden Kotyledonen als nach vorn hin zusammengelegt erscheinen; ein Längschnitt, der die Keimachse so halbirt, dass jede Hälfte einen der Kotyledonen behält, ist die Mediane oder der Hauptschnitt des Keims, der diesen in eine rechte und eine linke Hälfte theilt. Mit diesen Symmetrieverhältnissen der Keimpflanzen von Pisum, Faba, Phaseolus, auf deren Betrachtung ich mich hier beschränke, hängt eine eigenthümliche Nutationsbewegung zusammen, die bei Untersuchungen über das Wurzelwachsthum berücksichtigt werden muss, wenn man nicht in Irrthümer verfallen will, die aber bisher unbemerkt geblieben und in ihren Wirkungen unrichtig gedeutet worden ist.

Legt man Samen von Faba mit der Mikropyle abwärts in Sägspäne oder feuchte Erde, so hat die austreibende Wurzel anfangs eine leichte Konkavität nach vorn hin, die sich jedoch bei weiterem Wachsthum in diesen Medien gewöhnlich vollkommen ausgleicht, so dass die Wurzel gerade abwärts wächst. Fig. 53, *A* zeigt eine Keimpflanze dieser Art, deren Wurzel sich bereits gerade gerichtet hat und deren Keimstengel soeben zwischen den Kotyledonenbasen heraustritt. Werden nun Keimpflanzen in diesem Zustand oder später im Rezipienten so befestigt, dass die Wurzel senkrecht abwärts gerichtet ist, und sorgt man dafür, dass die Nadel der Wurzel parallell steht, wie in *A*, so findet man, mag sich die ganze Pflanze in feuchter Luft oder ihre Wurzel in Wasser befinden, nach 24 Stunden oder schon früher, dass die Wurzel eine andere Lage angenommen hat, etwa so wie in *B*. Indem nämlich der Keimstengel sich aus der Samenschale zu befreien sucht, wird die Wurzel dann mit dem kurzen hypokotylen Gliede nach vorn gestossen, und zwar ausnahmslos nach vorn, niemals nach hinten oder seitwärts. Diese Bewegung nach vorn ist, wie es scheint, wenigstens zum Theil durch das Wachsthum der Kotyledonenstiele bedingt, zugleich aber wird sie verstärkt durch eine Krümmung, welche gleichzeitig im hypokotylen Gliede und dem oberen Wurzeltheil, 1—2 cm desselben umfassend, so eintritt, dass die Hinter-

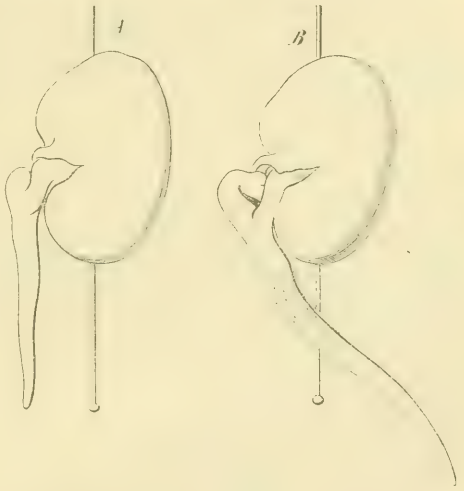


Fig. 53.
Keimpflanzen von Faba: *A* in feuchten Sägspänen gewachsen senkrecht in feuchter Luft befestigt: *B* dieselbe 24 Stunden später.

seite dieser Region konvex wird, wie *B* zeigt. Dadurch kommt nun das fortwachsende Wurzelende schief gegen die Vertikale zu liegen und indem es sich in sanftem Bogen abwärts krümmt, behält der obere Theil der Keimachse die beschriebene Lage. Auch bei Wurzeln, die in lockerem Boden sich weiter entwickeln, findet man diese Nutation nach vorn, wenn auch schwächer, ausgebildet. Dass diese Krümmung von der Schwere überhaupt von äusseren Ursachen ganz unabhängig ist, zeigt sich besonders deutlich darin, dass Fabakeime in beliebiger Lage innerhalb eines langsam rotirenden Rezipienten sie immer erkennen lassen. — Ganz ähnliche Erscheinungen zeigt Phaseolus multiflorus, wenn der Same bei beginnender Keimung mit der Mikropyle unten lag; ebenso auch Pisum, wo jedoch die Nutation der hypokotylen Achse nach vorn nicht so ausnahmslos und oft weniger energisch eintritt.

Die beschriebene Nutation macht sich übrigens auch dann noch geltend, wenn die Krümmung in einer anderen, als der oben genannten Lage, begonnen hat; wenn die Samen mit der Mikropyle nicht abwärts gekehrt lagen, die austretende Wurzel also nach dem Nabel des Samens hin oder von ihm weg, oder seitlich gewendet ist.

Eine ähnliche Erscheinung glaubte ich anfangs bei den keimenden Eicheln zu bemerken, die horizontal auf Sand, Erde oder Sägspänen liegend, ihre austreibende Wurzel nicht sofort senkrecht hinabsenden; vielmehr schmiegt sich dieselbe gewöhnlich der Rundung der Fruchtschale dicht an, um erst später abwärts zu wachsen. Querschnitte durch die keimenden Eicheln zeigen jedoch sofort, dass diese Krümmung der Wurzel keine bestimmte geometrische Beziehung zur Symmetrie der Keimpflanze erkennen lässt. Es ist für den hier verfolgten Zweck einstweilen unnöthig auf die beschriebenen Erscheinungen genauer einzugehen; die aus der Bilateralität der Keimpflanzen entspringenden Nutationskrümmungen müssen ohnehin, auch im Interesse der Untersuchungen über den Heliotropismus an Keimstengeln, einer besonderen Untersuchung unterzogen werden, die ich mit Hilfe der langsamen Rotation bereits begonnen habe. Hier habe ich auf die Erscheinungen bei den Bohnen und Erbsen nur deshalb hingewiesen, weil sie bei Untersuchungen über den Geotropismus ihrer Hauptwurzel als Fehlerquelle auftritt, die durchaus berücksichtigt werden muss, wenn die Beobachtungen an horizontal gelegten Keimpflanzen dieser Familie nicht fehlerhaft ausfallen sollen.

Befestigt man z. B. zahlreiche Keime von Faba, die sich in feuchten Sägspänen entwickelt haben, so, dass ihre gerade, 2—5 cm lange Wurzel horizontal in Luft oder in Wasser liegt, so bemerkt man nach mehreren Stunden oder nach längerer Zeit, dass die Wurzeln bei den einen noch ihre horizontale Lage besitzen, während die der anderen entweder schief aufwärts gerichtet sind oder abwärts hängen; ist unterdessen auch die Spitze weiter fortgewachsen, so zeigt diese je nach der Richtung des älteren Wurzeltheils

eine mehr energische oder mehr abgeflachte Krümmung. — Die genauere Betrachtung lässt nun aber sofort erkennen, dass die Ablenkung aus der horizontalen Lage einer ausnahmslosen Regel folgt, dass nämlich die Ablenkung immer hervorgebracht ist durch eine Hinneigung der Wurzel nach der Vorderseite des Samens, dass sie oft mit einer deutlichen Krümmung der hypokotylen Achse konkav nach vorn verbunden ist. Fig. 54 zeigt z. B. zwei Keimpflanzen, die vor mehreren Stunden so befestigt wurden, dass ihre Wurzeln horizontal in Wasser *w* lagen; bei der einen *A* liegt aber die Hinterseite *h* unten, bei der anderen *B* oben; die Kotyledonen sind durch Nadeln unverrückbar befestigt. Bei *A* hat sich nun die Wurzel aus dem Wasser emporgehoben, bei *B* ist sie schief hinabgetaucht; man bemerkt leicht, dass dies in beiden Fällen nur dadurch geschehen konnte, dass der obere Theil der Keimachse (hypokot. Glied und Wurzelbasis) sich nach vorn hin dem Samen genähert hat; in diesem Falle hier erscheint diese Annäherung als eine Gradestreckung, da die Achse vor dem Versuch rückwärts gekrümmt war, was jetzt durch eine Vorwärtskrümmung ausgeglichen ist. Hätte man nun die beiden Keimpflanzen in denselben Lagen auf einer horizontalen festen Platte befestigt, so leuchtet ein, dass die Wurzel von *A* sich ungehindert gehoben hätte, während dagegen die von *B* ihrem Streben sich abwärts (vorwärts) zu senken, nicht hätte folgen können; sie hätte sich der festen Unterlage nur fester angedrückt. Hätte man zu dem Versuch Pflanzen mit gerader hypokotyler Achse wie *A* in Fig. 53 genommen, so wäre die Emporhebung der Pflanze *A* in Fig. 54 mit einer nun deutlich sichtbaren Krümmung verbunden gewesen, die genau so aussieht, wie die bei der Aufrichtung eines horizontalgelegten Stengels, also wie negativer Geotropismus, was die Krümmung nach dem Gesagten jedoch nicht bedeutet.

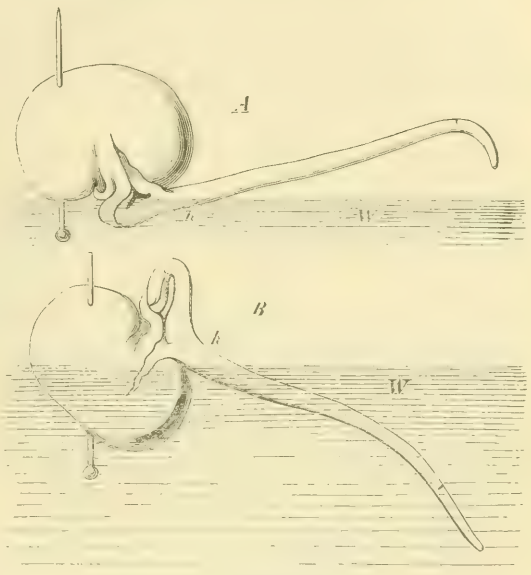


Fig. 54.
Keimpflanzen von Faba in Sägspänen gewachsen, horizontal in Wasser gelegt; die Wurzel von *A* hat sich gehoben, die von *B* gesenkt.

§ 13. Da nun die Nutation des hypokotylen Gliedes und der Wurzel-

basis immer nur in der Medianebene der Keimpflanze Krümmungen bewirkt oder solche, die auf andere Weise entstanden, ausgleicht, so hat man ein Mittel ihre Existenz bei solchen Versuchen unschädlich zu machen, wo es darauf ankommt, das Verhalten der Wurzeln in horizontaler Lage zu untersuchen; es kommt offenbar nur darauf an, die Keimpflanze so zu befestigen, dass sie mit einer Flanke, d. h. mit der rechten oder linken Seite unten liegt; dann wird die Nutation der hypokotylen Achse eine seitliche Verschiebung der Wurzelspitze auf der horizontalen Unterlage bewirken können, ohne sie jedoch über diese emporzuheben oder sie an diese fest anzudrücken.

Fig. 55 zeigt z. B. in *A* die richtige, in *B* die fehlerhafte Befestigung eines Fabakeimes, wenn es sich darum handelt, die geotropische Krümmung der Wurzel auf fester Unterlage zu studiren. *A a* giebt die Lage und Länge

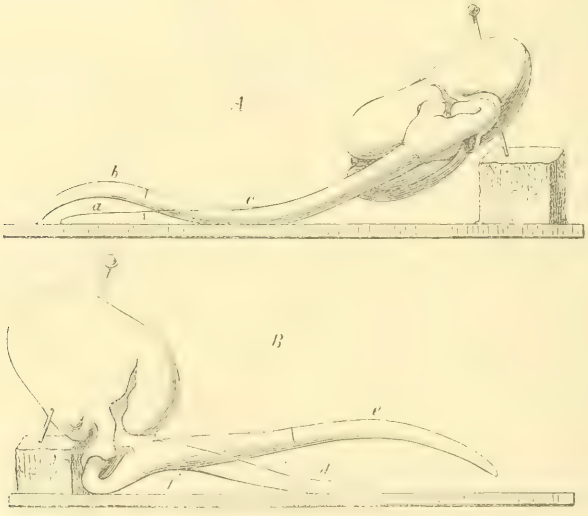


Fig. 55.

der Wurzel zu der Zeit an, wo die Pflanze festgelegt wurde; die Wurzel liegt mit ihrer vorderen Region der Glasplatte dicht auf; *A b* zeigt dieselbe Wurzel einige Stunden später, wo die wachsende Region (vor der Marke) sich verlängert und zugleich gekrümmt hat, während die ausgewachsene Region *c* noch auf der Platte liegt. Die Hebung der Wurzel zwischen *b* und *c* ist hier ausschliesslich Folge der in *b* eingetretenen geotropischen Krümmung (s. unten), denn die Spitze hat sich niemals von der Platte entfernt. In *B* dagegen hat sich die ganze Wurzel bald nach ihrer Befestigung durch Nutation der Region bei *f* über die Platte emporgehoben; der wachsende Theil *d* hat sich später wie *c* verlängert und seine geotropische Krümmung in flachen Bogen abwärts gemacht.

§ 14. Hätte man nun bei einem Versuch zahlreiche Keimpflanzen mit ihrer Hinterseite zufällig abwärts gelegt, wie *B* Fig. 55, so würde man zuerst bei allen eine Hebung der Wurzel über die Horizontale, je nach Umständen eine deutliche Konvexität des basalen Wurzeltheils (Fig. 55) gefunden haben; man würde die Erscheinung, ohne Kenntniss des oben Mitgetheilten, gewiss für eine negativ geotropische Aufrichtung der Wurzel halten, auf welche dann später erst die positiv geotropische Abwärtskrümmung der vorderen wachsenden Region folgt. Hätte dagegen ein anderer Beobachter die Keimpflanzen umgekehrt mit der Rückenseite aufwärts, oder so befestigt, dass die rechte oder linke Flanke abwärts liegt, so hätte er diese Hebung der Wurzel niemals beobachtet, sondern nur den in Fig. 55 *A* bei *b* abgebildeten Vorgang wahrgenommen. Es ist wohl erlaubt zu glauben, dass auf derartiger Verschiedenheit der Befestigung der Keimpflanzen die widersprechenden Angaben Hofmeister's einerseits, Frank's anderseits über die Existenz einer Aufwärtskrümmung der Wurzel vor der Abwärtskrümmung ihrer Spitze wenigstens zum Theil mit beruhen, denn z. Th. wurde die Ursache dieser Meinungsverschiedenheit über ein anscheinend so leicht zu beobachtendes Phänomen bereits in der einseitigen Benetzung der Wurzel (§ 11) gefunden; die Aufwärtskrümmung in Folge der letzteren unterscheidet sich jedoch von der hier besprochenen dadurch, dass sie an der Spitze beginnt und je nach dem Grad der Erschlaffung nach hinten fortschreitet, also auf alle Fälle die wachsende Region der Wurzel in sich aufnimmt, während die hier besprochene Aufwärtskrümmung nur in der Nähe des Wurzelhalses und nur dann (aufwärts) eintritt, wenn die Pflanze auf dem Rücken liegt. Legt man nun eine derartige Pflanze auf den Rücken und zugleich mit trockener Wurzel auf nasse Unterlage, so können sich beide Erscheinungen in mannigfaltiger Weise kombiniren und noch mehr, wenn die Keimung in schiefer Samenlage begann, die Beziehung der Nutation zur Symmetrieebene also eine verwickeltere wird.

Da die Beobachter über die Lage, welche sie bei ihren Versuchen den Keimpflanzen bezüglich ihrer Bilateralität geben, nichts erwähnen, so bin ich mit dem Gesagten allerdings nur auf die oben angedeutete, wenn auch sehr nahe liegende Vermuthung angewiesen, die aber insofern berechtigt ist, als ich im Stande bin, die Angaben beider Beobachter aus meinen Beobachtungen als thatsächlich richtig anzuerkennen. Frank hat eben einfach zufällig die Aufrichtung der Wurzeln, die Hofmeister gefunden, nicht gesehen; Hofmeister jedoch kann ich nach dem unter 11 und 12 Gesagten nicht beistimmen, wenn er die von ihm gesehene Hebung der Wurzel als eine Wirkung der Schwere, in ähnlicher Weise, wie bei sich aufrichtenden Stengeln betrachtet, da ich alle von mir gesehenen Hebungen derselben auf einseitige Benetzung der vorderen oder auf die Nutation der basalen Wurzelregion zurückführen kann, während es mir anderseits niemals gelungen ist,

an Wurzeln unter Wasser oder ganz in Luft (oder in lockerer Erde) eine Hebung zu sehen, wenn die Medianebene der Keimpflanze horizontal lag; in diesem Falle allein, wäre die Hebung der Wurzelspitze, wenn sie bei den Papilionaceen einträte, als negativer Geotropismus zu deuten.

Wachsen der Wurzeln in Luft, Wasser, Erde.

§ 15. Schon Hofmeister hat (botan. Zeitung 1869 p. 35) den Einfluss des Feuchtigkeitsgrades der Umgebung auf das Wohlbefinden und besonders auf die Art der Abwärtskrümmung der Wurzeln hervorgehoben. Indem ich bezüglich der letzteren auf einen folgenden Abschnitt verweise, will ich mich hier nur mit der Geschwindigkeit und Dauer des Wachsthums der Hauptwurzel in verschiedenen Medien beschäftigen.

Die in feuchten Sägspänen entwickelten Keime von Faba, Pisum, Phaseolus mit 2—3 cm langer Hauptwurzel wurden zunächst 10 Minuten lang in Wasser gelegt und dann so sotirt, dass für das Wachsthum in Luft, Wasser, Erde möglichst gleichartige Keime zur Verwendung kamen, wobei nicht nur die Länge und Dicke der Wurzeln, sondern auch die Grösse der Kotyledonen sorgfältig berücksichtigt wurde. Um die individuellen Verschiedenheiten der Wachsthumsgeschwindigkeit auszugleichen, wurden immer mehrere Keimpflanzen für jedes Medium bestimmt.

Die zum Wachsen in Luft und Wasser bestimmten Keime wurden in die Cylinder Fig. 50 *A* gebracht, für jene nur der Boden des Gefässes mit Wasser bedeckt, um die Luft feucht zu halten, für diese dagegen wurde soviel Wasser eingefüllt, dass die am Deckel befestigten Keimpflanzen mit der Wurzel in das Wasser reichten, die Kotyledonen aber in der feuchten Luft blieben, wenn es nicht darauf ankam, das Verhalten ganz untergetauchter Keimpflanzen kennen zu lernen. Zur Beobachtung des Wachsens in Erde wurden die Kästen (Fig. 50 *B*) benutzt; in die frisch eingefüllte sehr lockere, hinreichend feuchte Erde wurden die Keime so eingepflanzt, dass die senkrechte Wurzel hinter der Glaswand sichtbar war und blieb, die Kotyledonen etwa 2 cm hoch mit Erde bedeckt. Bei jeder Messung wurde die Lage der Wurzelspitze durch einen Papierindex bezeichnet.

a) Wenn die ganze Keimpflanze unter Wasser gelegt wird, so wächst die Wurzel sehr langsam und die Verlängerung hört bald auf; die eintretende Erkrankung der Keimpflanze, die offenbar durch mangelhafte Sauerstoffzufuhr zu den Reservestoffen der Kotyledonen verusacht ist, zeigt sich zuerst an dem Verderben der Wurzelspitze, indem diese weich und missfarbig wird.

So wurden z. B. je 6 Keime von Faba so horizontal befestigt, dass die einen von Wasser ganz bedeckt waren, die anderen über dem Niveau in feuchter Luft schwebten; Länge der Wurzeln anfangs ungefähr 25 mm, Temperatur im Rezipienten der beiderlei Keime enthielt 18—21° C.:

Zuwachse in 24 Stunden:

ganz in Wasser	in feuchter Luft
12 mm	24 mm
9 „	11 „
7 „	11 „
8 „	24 „
7 „	24 „
16 „	28 „
Mittel = 9,9 mm	Mittel = 20,3 mm

Bei einem anderen Versuch wurden je fünf Keime von Faba in demselben Rezipienten mit senkrechter Wurzel so befestigt, dass die einen ganz von Wasser bedeckt waren, bei den anderen aber nur die Wurzel ganz eintauchte; anfängliche Länge der Wurzeln ungefähr 20 mm, Temp. 18—21° C.

Zuwachse in 38 Stunden:

ganz in Wasser	nur die Wurzel in Wasser.
0 mm	27 mm
1 „	18 „
3 „	30 „
2 „	26 „
3 „	21 „
Mittel = 1,8 mm	Mittel = 24,4 mm
Gewicht aller Keime	
36,3 g.	34,0 g.

Von den ganz eingetauchten wurden die vier, welche Zuwachse zeigten in feuchte Luft gebracht, wo in 24 Stunden die Wurzelspitzen bei Allen verdarben, sie waren aber um 6—4—3—3 mm gewachsen; dieses Wachsthum trotz verdorbener Wurzelspitze kann nicht überraschen, wenn man beachtet, dass auch Wurzeln, deren Spitze auf 2—3 mm weggeschnitten ist, noch wachsen, es genügt, dass überhaupt noch wachsende Querzonen vorhanden sind, diese folgen dem Gesetz der Partialzuwachse auch wenn die jüngsten Querzonen fehlen (s. unten).

Aus der täglichen Erfahrung bei derartigen Versuchen kann ich ausserdem angeben, dass das Wachsen der Wurzeln selbst dann schon verlangsamt wird, wenn auch nur der dritte Theil oder die Hälfte der Kotyledonen in das Wasser taucht.

b) Vergleicht man bei gleicher Temperatur das Wachsen der Wurzeln solcher Keime, die ganz in feuchter Luft hängen, mit dem solcher Keime, deren Wurzel von Anfang an 1—2 cm tief in Wasser taucht, während die Kotyledonen sich in feuchter Luft befinden, so zeigt sich, dass in den ersten 24 Stunden beide im Wachsen fast gleichen Schritt halten, oder

dass selbst die in Luft befindlichen Wurzeln etwas schneller wachsen; am 2. Tage jedoch beginnen diese langsamer zu wachsen und nach 3—4 Tagen hören sie ganz auf, während die in Wasser tauchenden sich noch stark verlängern. — Das im Keim selbst enthaltene Wasser reicht also am ersten Tage hin, die sich vergrössernden Zellen der wachsenden Region am Ende der Wurzel mit dem dazu nöthigen Flüssigkeitsquantum zu versorgen; später wird jedoch die Wasserzufuhr aus den älteren Theilen ungenügend, das Wachsthum der jüngeren erlischt endlich.

An 15—20 mm langen Fabawurzeln wurde je 1 cm über der Spitze eine Marke angebracht; fünf wurden in einem Cylinder so befestigt, dass die Wurzeln 1 cm tief in Wasser tauchten; fünf andere kamen in einen anderen Cylinder ganz in feuchte Luft; in jedem Cylinder eines von zwei verglichenen Thermometern; Temperaturschwankung zwischen 18,7 und 20,2 ° C. in Wasser, 19,1—21,2 in Luft; Temp. Mittel aus täglichen 4 Ablesungen.

Zuwachse
am ersten Tag (in 24 Stunden).

Wurzel in Wasser.	Wurzel in Luft.
18,8 mm	22,0 mm
20,2 „	11,5 „
19,0 „	20,5 „
20,6 „	17,0 „
22,3 „	21,0 „
Mittel = 20,2 mm	18,4 mm
Temp. = 20,0° C.	Temp. = 20,1° C.

Zuwachse
am zweiten Tag (in 24 Stunden).

Wurzel in Wasser.	Wurzel in Luft.
16,2 mm	8,7 mm
13,8 „	7,2 „
16,0 „	6,0 „
19,5 „	10,2 „
20,5 „	7,5 „
Mittel = 17,2 mm	7,9 mm
Temp. = 19,2° C.	Temp. = 19,7° C.

c) Werden von möglichst gleichen Keimen die einen in feuchte Luft, die anderen mit der Wurzel in Wasser, die dritten ganz in lockere feuchte Erde gesetzt, so wachsen die letzten während der ganzen Dauer des Versuchs kräftiger, als die in Wasser und Luft; die in feuchter Luft befindliche Wurzel kann kräftig athmen, leidet aber Mangel an Wasser, die in Wasser tauchende kann dieses reichlich aufnehmen, aber ihre Athmung ist behindert; befindet sich die Wurzel dagegen in feuchter lockerer Erde,

so kann sie gleichzeitig Luft und Wasser reichlich aufnehmen, also ihren Bedürfnissen vollkommener genügen, als in den beiden ersten Fällen; die von der Erde dargebotenen Nährstoffe dürften hier kaum in Betracht kommen, da auch die in Brunnenwasser tauchende Wurzel solche aufnimmt; bei länger fortgesetztem Wachsthum, wo auch die Bildung der Nebenwurzeln in Betracht kommt, könnte dieses Moment eher in's Gewicht fallen.

Es wurden 3 mal 8 Keimpflanzen von Faba ausgesucht, so dass je eine der einen Abtheilung möglichst genau gleichartig war mit je einer der beiden anderen Abtheilungen; die 3 Abtheilungen liess ich nun in der genannten Weise in feuchter Luft, in Wasser und in Erde wachsen. Die folgenden Zuwachse sind also immer Mittelwerthe aus je 8 Individuen; unter einem Tag sind genau 24 Stunden zu verstehen. Die Temperaturangaben sind aus je 5 täglichen Beobachtungen gewonnen.

in Luft	in Wasser	in Erde
Anfängliche Wurzellängen		
23,4 mm	21,1 mm	21,5 mm
Zuwachse am ersten Tag		
bei 19,4° C.	19,2° C.	18,7° C.
17,2 mm	20,2 mm	22,9 mm
Zuwachse am zweiten Tag		
bei 19,2° C.	18,7° C.	18,4° C.
7,6 mm	18,4 mm	24,9 mm
Zuwachse am dritten und vierten Tag[1]		
bei 19,4° C.	19,1° C.	18,6° C.
3,8 mm	12,9 mm	27,4 mm
Zuwachse am fünften Tag		
bei 19,6° C.	19,3° C.	18,5° C.
0,0 mm	15,3 mm	27,5 mm
Zuwachse am sechsten Tag		
	19,3° C.	18,7° C.
	12,2 mm	29,1 mm

Die günstige Wirkung der lockeren, feuchten Erde macht sich, wie man sieht, trotz der um 0,5°—0,6° C. geringeren Temperatur und auch darin geltend, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit hier bis zum sechsten Tage zunimmt, während sie im Wasser schon am dritten und vierten Tage sinkt und in Luft bereits am dritten Tage ganz erlischt.

Aus den hier mitgetheilten Thatsachen lassen sich zum Zweck weiterer Untersuchung einige praktische Regeln ableiten. Vor allem wird man

[1] d. h. aus einem zweitägigen Zeitraum auf 24 Stunden berechnet.

Erscheinungen an in sehr feuchter Luft wachsenden Wurzeln nur dann für normale halten dürfen, wenn sie in den ersten 24 Stunden des Verweilens der Wurzel in Luft auftreten, da später das Wachsthum sichtlich abnorm wird. Doch zeigt die Erfahrung, dass das Wachsthum in feuchter Luft wesentlich begünstigt wird, wenn man die Wurzeln häufig benetzt, was am besten dadurch geschieht, dass man den geschlossenen Cylinder umkehrt und so die Keimpflanzen überschwemmt. Die dabei an den Wurzeln hängen bleibende Wasserschicht wird aufgesogen und begünstigt das Wachsthum so, dass derartig behandelte Wurzeln lange kräftig fortwachsen, was für viele Versuche erwünscht ist. — Sollen ferner die Wurzeln bei Versuchen in Wasser wachsen, so hat man zu vermeiden, dass nicht auch die Kotyledonen ganz oder theilweise eintauchen. — Kommt es aber darauf an, Versuche mit möglichst normal und kräftig wachsenden Wurzeln zu machen, so wird es immer gerathen sein, solche in feuchter, lockerer Erde zu beobachten und die Resultate mit denen zu vergleichen, die man an in Luft und Wasser gewachsenen erhält.

§ 16. Anschwellungen. Lässt man Keime von Faba in feuchter Luft wachsen und werden sie dabei in längeren Zwischenräumen, z. B. täglich einmal momentan benetzt, so tritt sehr häufig eine Abnormität auf, die darin besteht, dass eine Anschwellung über der Spitze sich bildet, und zwar an einer Stelle, die zur Zeit der Benetzung ungefähr 2—5 mm über der Spitze liegt. Diese Anschwellung erreicht meist einige bis 6, selbst mehr mm Länge, sie ist oft beinahe spindelförmig, gegen den oberen, älteren Wurzeltheil ist sie gewöhnlich sanft abgedacht, gegen den jüngeren, neu zuwachsenden Theil aber um so deutlicher abgesetzt, als dieser nicht selten beträchtlich dünner ist, als der hinter der Anschwellung liegende. Wiederholt man das Experiment öfter an derselben Wurzel, so gelingt es, 5 bis 6 Einschnürungen und Anschwellungen hinter einander zu bilden.

Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, die wahre Ursache dieser Erscheinung zu ermitteln; sonderbarerweise tritt sie meist nicht ein, wenn die in Luft gewachsene Keimpflanze längere Zeit, $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in Wasser lag und die Wurzel ganz turgescent wurde; ausserdem schien mir momentane Benetzung mit kaltem Wasser die Bildung der Anschwellungen häufiger zu bewirken.

Die Natur dieser durch Benetzung erzeugten Abnormität wird um so mehr einer genauen Untersuchung bedürfen, als auch eine Reihe anderer Störungen des Längenwachsthums ähnliche Anschwellungen in der wachsenden Region der Wurzeln hervorrufen, ohne dass die wahre Ursache derselben bekannt wäre.

So findet man bekanntlich zuweilen bei dem Umstürzen von Blumentöpfen Wurzeln, welche auf den Boden aufgestossen, ihr Längenwachsthum eingestellt und über der Spitze eine Anschwellung erzeugt haben. Aehn-

liches beobachtete ich an Luftwurzeln von Monstera deliciosa, die horizontal fortwachsend auf eine rauhe Wand stiessen. In solchen Fällen ist man versucht, die Anschwellung für eine Folge der Quetschung zu halten, der die jüngeren Querzonen der Wurzel dadurch ausgesetzt sind, dass die hinteren noch wachsenden Theile nach vorn drängen, während die Spitze auf Widerstand trifft; in der That wurde diese Ansicht von Hofmeister[1]) ausgesprochen und von mir getheilt; seit ich jedoch ganz ähnliche Erscheinungen an in Luft wachsenden Wurzeln so häufig durch blosse Benetzung eintreten sah, ist mir diese Deutung sehr zweifelhaft geworden. Hierher gehören ferner auch die von Hofmeister[2]) und Müller[3]) beschriebenen Dickenänderungen der wachsenden Wurzeln, wenn diese zeitweise rascher Rotation, also der Wirkung der Centrifugalkraft unterworfen werden. Hofmeister spricht jedoch in diesem Falle von Verdünnung der während der Rotation gewachsenen Strecke, Müller nur von Anschwellungen, die während der zwischenliegenden Ruhepausen entstehen. Ich habe diese Erscheinungen an rasch rotirenden Wurzeln noch nicht untersucht und enthalte mich daher jedes abschliessenden Urtheils über ihre wahre Natur. Gelegentlich sei nur erwähnt, dass ich die Anschwellungen auch bei solchen Fabawurzeln auftreten sah, die in einem sehr langsam rotirenden Rezipienten (der in 20 Min. eine Umdrehung machte) wuchsen und täglich einmal mit Wasser benetzt wurden.

Wachsthums-Modus der Hauptwurzel.

§ 17. Länge der wachsenden Region. Schon Duhamel[4]) suchte die Länge der hinter der Wurzelspitze liegenden Region zu bestimmen, innerhalb welcher das Längenwachsthum erfolgt; als er zu diesem Zweck in Wasser wachsenden Hauptwurzeln der Keime von Nüssen, Mandeln, Eicheln und Kernobst das 3—4 Linien (also ungefähr 6—8 mm) lange Endstück abgeschnitten hatte, zeigte der zurückbleibende Theil keine Verlängerung mehr, und als er feine Silberdrahtstifte in verschiedenen Entfernungen von der Spitze durch die Wurzeln steckte, und später deren Lage zu einer festen Skala bestimmte, waren diejenigen Stifte, welche anfänglich 2 bis 3 Linien (4—6 mm) über der Spitze eingesteckt waren, unverrückt geblieben.

Erst 80 Jahre später nahm Ohlert[5]) die Frage wieder auf. Er liess in einer Bleiröhre mit seitlichem Ausschnitt Samen von Lupinus,

1) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzen-Zelle, p. 283.
2) ebenda.
3) Müller, Botan. Zeitung. 1871, p. 716.
4) Duhamel, phys. des arbres. Paris 1758, I, p. 83, 84.
5) Ohlert, Linnaea. 1837, p. 616.

Phaseolus, Pisum in Erde keimen, aber so, dass die Wurzel unterhalb der Erde in einen freien Raum der Röhre trat, also in feuchter Luft weiter wuchs, wo er dann von der Spitze ausgehend in Entfernungen von je $^1/_2$ Linie (also ungefähr 1 mm) farbige Punkte auf der Wurzel anbrachte, von denen No. 1 der von der Spitze entfernteste, No. 20 der der Spitze nächste war; nach 24 Stunden waren nun die Punkte 1—18 unverändert, No. 20 stand noch an der Spitze wie vorher, „aber Punkt 19 war auseinander gezogen und nahm einen Raum von etwa $^1/_2$ Zoll ein". Indem er das wachsende Stück täglich neu eintheilte, ergab sich das Resultat: „dass nämlich die einmal gebildete Wurzelfaser sich in ihrem Innern nicht mehr verlängert, dass auch die Spitze nicht neu erzeugt wird, dass aber das Wachsthum in die Länge in der Art vor sich geht, dass an einer Stelle etwa $^1/_2$ Linie über der äussersten Spitze stets neue Materie eingeschoben wird." Die Messungen Ohlert's und seine Beurtheilung derselben können unmöglich sehr genau gewesen sein, sonst hätte er die Länge der wachsenden Region bei den genannten Pflanzen statt $^1/_2$ Linie, 2—3 Linien lang finden müssen.

Wigand[1]) theilte 2 Linien lange Wurzeln von Pisum in je vier gleiche Theile; nach drei Tagen hatten sich nur die unteren, also ein Stück von anfänglich 1 Linie Länge verlängert; noch kürzer fand er in ähnlicher Weise verfahrend die wachsende Region bei Lepidium.

Aus Hofmeisters Angaben[2]) kann man entnehmen, dass er die wachsende Region der Keimwurzel von Faba in 24 Stunden einmal länger als 4 und kürzer als 5,5 mm, in einem anderen Falle kürzer als 4 mm fand, für Pisum zeigen seine Zahlen, dass die wachsende Region (Messung 16 Stunden nach der Markirung) einmal länger als 6 und kürzer als 9 mm, ein andermal länger als 5,5, kürzer als 8,7 mm war; in einem dritten Fall war sie länger als 5,1 und kürzer als 6,9 mm.

Frank[3]) markirte Pisumwurzeln und fand die Länge des wachsenden Stückes 1,4 bis 2,8 Linien (also ungefähr 2—5 mm); bei Linum usitatissimum nur 1 Linie (also ungefähr 2 mm in feuchter Luft).

Bei Müller[4]) finde ich keine bestimmte Aeusserung über die von ihm gefundene Länge der wachsenden Region an Pisumwurzeln.

Ciesielski[5]) theilte die Wurzeln in 0,5 mm lange Zonen und aus

1) Wigand, Botanische Untersuchungen, Braunschweig 1854, p. 159.

2) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botan. III, p. 96, 97, 98; die oben von mir gebrauchte Ausdrucksweise findet ihre Erklärung weiter unten.

3) Frank, Beiträge, p. 34.

4) Müller, Botan. Zeitung. 1871, p. 700.

5) Theophil Ciesielski, Unters. über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Breslau 1871, p. 11.

seiner Tabelle ist ersichtlich, dass bei 20stündigem Wachsthum die Länge der wachsenden Region war:

bei Pisum sativum circa 6 mm
„ Vicia sativa circa 5,5 mm
„ Lens esculenta circa 4,5 mm.

Bei meinen sehr zahlreichen Beobachtungen über die vorliegende Frage setzte ich den ersten Theilstrich (Marke No. 0) so, dass ein Querschnitt an dieser Stelle den Vegetationspunkt der Wurzelspitze treffen würde. Dies ist natürlich nur mit annähernder Genauigkeit möglich, da man den Vegetationspunkt nur ziemlich unbestimmt durchschimmern sieht. Immerhin vermeidet man dadurch den viel grösseren Fehler, die vor dem Vegetationspunkt liegende, einige bis 5 Zehntelmillimeter umfassende Länge der Wurzelhaube, die gar nicht in Betracht kommen soll, in die Messung mit aufzunehmen und so die wachsende Region zu lang zu finden, während bei Vernachlässigung dieser Vorsicht, die erste wachsende Zone zum Theil der Haube, zum Theil dem Wurzelkörper angehört und mit den anderen Zonen nicht streng zu vergleichen ist.

Hat man nun eine Wurzel mit einer Anzahl äquidistanter Striche versehen und misst man deren Entfernung nach einiger Zeit, so findet man eine Querzone als die letzte, die sich noch verlängert hat, alle hinter ihr liegenden haben sich nicht verlängert oder sogar verkürzt (vgl. 18). In wieweit es nun möglich ist, aus diesen Wahrnehmungen einen Schluss zu ziehen, mag an einem Beispiel erläutert werden.

Eine in Wasser senkrecht wachsende Wurzel von Faba war vom Vegetationspunkt aus in 10 Querzonen von je 1 mm Länge getheilt worden; die einzelnen Zonen sollen von der Spitze aufwärts gezählt I, II. . . . X heissen. Nach 15stündigem Wachsen bei 20—20,7° C. ergaben sich nun folgende Verlängerungen (Zuwachse) der einzelnen Querzonen:

Zone.	Verlängerung.
X	0,0 mm
IX	0,2 „
VIII	0,3 „
VII	0,6 „
VI	1,4 „
V	2,0 „
IV	2,5 „
III	2,0 „
II	1,2 „
I	0,8 „
Gesammtverlängerung	11,0 mm.

Die letzte gewachsene Zone oder Querscheibe von 1 mm anfänglicher Länge war also die neunte und die Länge der ganzen wachsenden Region umfasste somit 9 Querscheiben von je 1 mm Länge; es wäre aber ungenau zu sagen, sie sei 9 mm lang; denn wenn auch die neunte Querscheibe sich verlängert hat, so ist doch ungewiss, ob die ganze neunte Querscheibe, oder nur ein an VIII angrenzender Theil derselben gewachsen ist; wäre letzteres, wie wahrscheinlich, der Fall, so wäre die wachsende Region nur 8 mm und einen Bruchtheil eines Millimeters lang. Da diese Ungewissheit besteht, so lehrt unsere Messung also nur, dass die wachsende Region gewiss länger als 8 und sehr wahrscheinlich kürzer als 9 mm ist. — Bei dem gegenwärtigen Stand der hier in Betracht kommenden Fragen genügt dies nun vollkommen, und eine grössere Genauigkeit ist nicht wohl zu erzielen; anscheinend allerdings dadurch, dass man die Querscheiben kürzer nimmt, z. B. 0,5 mm lang; allein es ist zu beachten, dass man bei dem Aufsetzen der Marken sich leicht um 0,1 mm irrt, dass man auch bei der Messung einen Fehler von 0,1 mm machen kann; dies fällt aber um so mehr in's Gewicht, je kleiner der Zuwachs des gemessenen Stückes überhaupt ist, er ist aber um so kleiner, je kürzer die wachsende Querscheibe ist. Wäre in unserem Beispiel die neunte Zone in zwei Zonen *a*, *b* von je 0,5 mm abgetheilt worden, und wäre *a* um 0,15 mm, *b* um 0,05 mm gewachsen, so würde die Messung, die höchstens noch Zehntelmillim. angiebt, gefunden haben für *a* den Zuwachs 0,1 mm, für *b* den Zuwachs 0,0; es wäre also unrichtig, zu glauben, man habe diesmal genauer beobachtet als vorhin. Hätte man dagegen die Querzonen bei unserer Wurzel anfangs je 3 mm gemacht, und diese von der Spitze beginnend als A, B, C, D bezeichnet, so hätte die Messung ergeben

Zone	Zuwachs
D	0,0 mm
C	1,1 „
B	5,9 „
A	4,0 „

In diesem Falle ist die Zone C die letzte wachsende, sie ist aber 3 mm lang und man kann unmöglich wissen, ob die ganze Zone C oder nur ein kleiner über B liegender Theil derselben noch gewachsen ist; man kann in diesem Falle also nur sagen, die wachsende Region ist gewiss länger als 6, aber sehr wahrscheinlich kürzer als 9 mm. Der Spielraum der Ungewissheit ist hier also viel grösser als oben, wo wir die Zonen je 1 mm lang gemacht hatten. Es kommt also darauf an, die Zonen so kurz zu machen als möglich, aber zu beachten, dass dabei die Zuwachsbeobachtungen bei allzuweitgehender Kürze der Zonen ungenau werden. Nach sehr zahlreichen Messungen an Zonen von 5—1 mm Länge bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Resultate die genügendsten sind, wenn man die Querzonen je 1 mm lang nimmt.

Wäre die Länge der wachsenden Region für jede Pflanzenspecies eine ganz konstante, so würde es lohnen, genauere Bestimmungen dieser specifischen Konstante vorzunehmen, was mit Hilfe einer Theilmaschine und eines stark vergrössernden Fernrohrs wohl möglich wäre, allein die Länge der wachsenden Region ist sehr inkonstant bei den verschiedenen Individuen einer Species auch unter gleichen äusseren Bedingungen und ebenfalls variabel, wenn diese letzteren variiren. Kommt es also darauf an, die Länge der wachsenden Region mit irgend einer anderen Erscheinung, z. B. der Abwärtskrümmung (s. unten) zu vergleichen, so darf man nicht etwa jene als ein für alle Mal bekannt voraussetzen, sondern man muss sie in jedem einzelnen Falle direkt bestimmen. Die individuellen Unterschiede der Länge der wachsenden Region bei gleichen äusseren Bedingungen mögen folgende Beispiele veranschaulichen: die grossen Buchstaben bezeichnen verschiedene Pflanzen derselben Art, aber von möglichst gleicher Beschaffenheit.

Pisum sativum.

In feuchter Luft, in demselben Cylinder; Wurzeln anfangs 15 mm lang; Temp. 18,7—20,5° C.; Dauer 17 Stunden.

Länge der Querscheiben anfangs = 1 mm.

Zuwachse in Millimeter

Querscheiben	A	B	C	D	E
X	0	0	0	0	0
IX	0	0	0	0	0
VIII	0	0	0	0	0
VII	0,5	0	0	0	0
VI	0,8	0,5	0,5	0	0
V	1,3	0,5	1,5	0,2	0
IV	2,5	1,5	2,0	0,3	0,8
III	7,0	4,0	6,2	1,0	3,5
II	4,0	6,5	5,5	6,5	5,7
I	0,6	1,0	0,5	3,0	1,0

Nimmt man, der Bequemlichkeit des Ausdrucks wegen an, dass die hintere Grenze der wachsenden Region in der Mitte derjenigen Zone gelegen habe, welche den letzten Zuwachs zeigt, so ist die Länge der wachsenden Region

bei A = 6,5 mm
„ B = 5,5 „
„ C = 5,5 „
„ D = 4,5 „
„ E = 3,5 „

Quercus Robur.

Wurzeln in Wasser wachsend in demselben Cylinder, anfangs etwa 60 mm lang. Temp. 18—20° C.; Dauer 24 Stunden. Querscheiben anfangs = 2 mm lang.

	Zuwachse in Millimeter		
Zone.	A	B	C
V	0,0	0,0	0,0
IV	0,0	0,5	0,2
III	0,8	1,5	1,2
II	4,0	5,5	6,0
I	4,0	3,0	1,5

Demnach war die Länge der wachsenden Region
bei A grösser als 4, kleiner als 6 mm
„ B „ „ 6 „ „ 8 „
„ C „ „ 6 „ „ 8 „

Vicia Faba.

Wurzeln in feuchter Luft in demselben Cylinder, anfangs etwa 20 mm lang; Temp. 18—21° C. Dauer 24 Stunden. Querscheiben je 1 mm lang.

	Zuwachse in Millimeter	
Zone.	A	B
X	0,0	0,0
IX	0,0	0,0
VIII	0,0	0,4
VII	0,5	0,5
VI	0,5	1,0
V	1,5	2,5
IV	3,0	7,0
III	5,6	5,0
II	4,5	1,3
I	1,8	0,0

Die Länge der wachsenden Region war demnach, wenn man annimmt, ihre Grenze habe bis in die Mitte des zuletzt wachsenden Stückes hinaufgereicht

bei A = 6,5 mm
„ B = 7,5 „

Ob bei Wurzeln gleicher Art aber von verschiedener Länge, also von verschiedenem Alter, die Länge der wachsenden Region verschieden ist, dürfte bei der grossen individuellen Verschiedenheit nur durch Messung sehr zahlreicher Individuen zu bestimmen sein; nach gelegentlichen aber häufigen Wahrnehmungen glaube ich indessen, dass diese Verschiedenheit nicht gross ist.

Der Einfluss verschiedener Medien, Luft, Wasser, Erde, auf die Länge des wachsenden Stückes kann mit Sicherheit ebenfalls nur durch Beobachtung sehr zahlreicher Individuen festgestellt werden. Die Zahl meiner direkt darauf gerichteten Untersuchungen ist nicht gross, sie führen aber, zusammengehalten mit meinen sonstigen Erfahrungen, zu dem Ergebniss, dass die Länge der wachsenden Region in feuchter Luft (in den ersten 24 Stunden) meist kleiner ist als in Wasser und lockerer feuchter Erde. Bei Pisum ist sie in feuchter Luft gewöhnlich geringer als 8 mm, in Wasser und Erde meist grösser als 9 mm; bei Faba in Luft meist geringer als 9 mm, in Wasser und Erde oft grösser als 10 mm; bei der Eiche fand ich sie in feuchter Luft wiederholt kürzer als 6 mm, in Wasser noch länger als 7 mm.

Beispielsweise mag noch eine Beobachtung an Phaseolus hier stehen, obgleich nur je 1 Individuum beobachtet wurde. Die Pflanzen waren sehr gleicher Beschaffenheit.

Phaseolus multiflorus.

Temperatur des Wassers 20—20,7° C., der Luft 20—21,2° C.; Dauer 15 Stunden; Länge der Querscheiben 1 mm.

	Zuwachse in Millimeter	
Zonen.	in Luft	in Wasser
X	0,0	0,0
IX	0,0	0,1
VIII	0,0	0,2
VII	0,0	0,3
VI	0,3	0,3
V	0,5	0,6
IV	1,0	1,2
III	1,4	1,4
II	3,5	2,2
I	2,3	1,0
Gesammtzuwachs	9,0	7,3

Die Länge der wachsenden Region war demnach in Luft circa 5,5 mm und Wasser circa 8,5 mm.

Werden Fabawurzeln, die bereits einen Tag in feuchter Luft gewachsen sind, von neuem markirt, so findet man, dass die Länge der wachsenden Region am zweiten Tage sich verkleinert, indem zugleich der Gesammtzuwachs abnimmt.

§ 18. An den in feuchter Luft wachsenden Wurzeln, zumal denen von Faba, beobachtet man häufig schon nach 24 Stunden, gewöhnlich aber nach zwei Tagen eine Verkürzung derjenigen Querzonen, welche zuletzt aufgehört haben, in die Länge zu wachsen, also unmittelbar über der hinteren Grenze der wachsenden Region liegen; diese Verkürzung ist aber sehr be-

trächtlich, da sie oft 0,1—0,05 mm auf 1 mm Länge der Querzonen beträgt.

Diese Erscheinung stimmt mit der früher erwähnten Erschlaffung der in feuchter Luft (ohne öftere Benetzung) wachsenden Wurzeln und ich vermuthe die Ursache derselben darin, dass die jüngeren, wachsenden Zellen den älteren, ausgewachsenen das Wasser rascher entziehen, als diese es aus den noch älteren Theilen zu ersetzen vermögen, so dass ihr Turgor sich mindert, also Verkürzung durch elastische Zusammenziehung der betreffenden Zellhäute eintritt, worin eben die Verkürzung besteht. Jedenfalls ist die Thatsache einer eingehenderen Untersuchung werth, da sie für die Mechanik des Wachsens neue Gesichtspunkte eröffnen könnte.

§ 19. Vertheilung des Wachsthums in der wachsenden Region. Dass die von der Spitze verschieden weit entfernten, also verschieden alten Querscheiben der Wurzel in derselben Zeit verschieden grosse Zuwachse erfahren, geht schon aus den Angaben Ohlerts und Wigands (l. l. c. c.), wenn auch undeutlich hervor; viel bestimmter ist aus Hofmeisters Darstellung zu entnehmen (l. c.), dass die gleichzeitigen Zuwachse bis zu einiger Entfernung von der Wurzelspitze erst zunehmen, ein Maximum erreichen und weiter nach hinten wieder bis Null abnehmen. Dasselbe zeigen einige Zahlen von Frank (l. c. p. 35.) Ausführlicher untersuchte Müller dieses Verhalten[1]), indem er Hauptwurzeln von Pisum, mit äquidistanten Marken versehen, bei 20° C. nach 10—24 Stunden maass. Versteht man unter Partialzuwachsen die Verlängerungen der einzelnen hinter einander liegenden Querzonen, so gilt nach ihm der Satz: „Der Partialzuwachs wächst von der Spitze ab und erreicht 4—5 mm von dieser sein Maximum und wird Null in noch grösserer Entfernung von der Spitze." Taf. V, Fig. 4 bot. Zeitung, 1869 stellte er dieses Verhalten graphisch dar, indem er die Partialzuwachse als Ordinaten auf ihren Entfernungen von der Wurzelspitze, welche die Abscissen darstellen, aufrichtete. Mehr als aus dieser Kurve der Partialzuwachse ist auch aus seiner Formel $\varepsilon = f(\lambda)$ nicht zu entnehmen, in welcher ε den Partialzuwachs und λ die Entfernung der Querscheibe von der Spitze bedeutet[2]). — Auch Ciesielski hat (l. c. p. 11) die Kurve der Partialzuwachse zu bestimmen gesucht, indem er die Wurzeln in 0,5 mm lange Querscheiben eintheilte; nach 20 Stunden des Wachsens in feuchter Luft fand er die Entfernung des Maximalzuwachses von der Spitze aus

bei Pisum circa 4 mm,
„ Vicia sativa circa 3,5 mm,
„ Lens esculenta circa 3 mm.

[1]) Müller, Botan. Zeitung 1869, p. 387 und 1871, p. 727, 729.

[2]) Ein genaueres Studium der Arbeiten Müller's zeigt überhaupt, wie dünn der mathematische Firniss ist, mit dem er seine Darstellung zu überziehen pflegt.

Bei der Bestimmung der Partialzuwachse begegnet man denselben Schwierigkeiten, wie bei der Aufsuchung der hinteren Grenze der wachsenden Region; hier aber hat man bei Beurtheilung der gewonnenen Zahlen noch manches Andere zu bedenken, was ebenfalls an einigen Beispielen erläutert werden soll.

Eine Wurzel von Faba war vom Vegetationspunkt aus in Zonen von je 1 mm Länge getheilt worden; sie zeigte nach 15 Stunden in Wasser von 20—21° C. folgende

Zonen	Partialzuwachse
X	0,1 mm
IX	0,2 „
VIII	0,3 „
VII	0,4 „
VI	0,6 „
V	1,0 „
IV	1,8 „
III	2,0 „
II	2,3 „
I	0,8 „

Gesammtzuwachs = 9,6 mm.

Länge der wachsenden Region grösser als 9 mm.

Die Tabelle zeigt, dass die Partialzuwachse von der ersten zur zweiten Zone steigen, dann fallen; unzweifelhaft ist diese Veränderung aber eine kontinuirliche und schon in der ersten Zone wird der Zuwachs, wenn wir sie uns z. B. in zehn kürzere zerlegt denken, nach hinten steigen, ebenso wird er in der dritten und jeder folgenden fallen. In der zweiten Zone, welche hier den Maximalzuwachs zeigt, darf man annehmen, dass wenn wir sie ebenfalls in 10 Theile getheilt hätten, die Zuwachse derselben, von vorn nach hinten erst zunehmen, an einer Stelle ein Maximum zeigen und weiter hinten wieder abnehmen würden. Die wahre Lage der Stelle, wo das Maximum des Wachsthums wirklich stattgefunden hat, ist also nur insoweit bekannt, als wir sagen können, sie liege innerhalb der zweiten Millimeterzone über der Spitze; die Zahl 2,3 mm ist nur die Summe der Zuwachse der einzelnen kurzen Querscheiben, aus denen diese Zone von 1 mm Länge besteht; das Letztere gilt auch von jeder anderen Zone. — Hätte man nun die Zonen gleich Anfangs 2 mm lang gemacht und sie mit A, B . . . benannt, so hätte die Messung ergeben

Zone	Partialzuwachse
E	0,3 mm
D	0,7 „
C	1,6 „
B	3,8 „
A	3,1 „

In diesem Falle erscheint zwar zufällig der grösste Zuwachs auch wieder in der zweiten Zone, aber diese war nun 2 mm lang, und die wahre Lage des Maximums ist jetzt noch weniger genau bekannt, als vorhin; wollten wir das Maximum in die Mitte dieser zweiten Zone verlegen, so würde uns die obige Tabelle zeigen, dass dies nicht richtig ist, denn es liegt in der hinteren Hälfte der Zone A, die sich aus den Zonen I und II (von vorhin) zusammensetzt. Wir hätten also hier einen beträchtlichen Fehler in der Bestimmung der Stelle, wo das Maximum der Zuwachse liegt, gemacht. Aehnliche Betrachtungen würden sich auch für die Beurtheilung der anderen Zonen C, D, E ergeben. Offenbar würde man die Kurve der Partialzuwachse um so genauer erhalten, je kürzer die Querscheiben genommen würden; allein schon bei solchen von 0,5 mm würden die Messungsfehler den Vortheil aufheben und so ist es auch hier am gerathensten, sich mit dem Grade von Genauigkeit zu begnügen, den man bei 1 mm langen Querscheiben erhält.

Ein auch von früheren Beobachtern hervorgehobener Uebelstand liegt darin, dass die Farbenstriche auf der Wurzel durch das Wachsthum umsomehr auseinandergezogen werden, je näher sie dem Ort des Maximalzuwachses liegen und je beträchtlicher das Wachsthum überhaupt ist. Man ist daher bei der Messung genöthigt, willkürliche Grenzen innerhalb der verbreiterten Striche anzunehmen; ich habe mir nun angewöhnt, jedesmal vor der Messung einen neuen feinen, schwarzen Strich in die Mitte der Marke einzutragen und dies bei wiederholten Messungen zu wiederholen. Uebrigens haben die aus dem genannten Verhalten hervorgehenden Ungenauigkeiten der Messung die eine gute Seite, dass sie um so geringer sind, je geringer der Zuwachs selbst ist, dass die Fehler also gerade an den Stellen klein sind, wo die Messung relativ genauer sein muss.

Wirft man nun die Frage auf, was denn eigentlich die Partialzuwachse, welche man nach beliebig gewählten Zeiträumen erhält, lehren? so zeigt sich, dass in jeder durch die Messung gewonnenen Zahl zweierlei ganz verschiedene Dinge enthalten sein können; der Zuwachs, d. h. die gemessene Verlängerung einer Querscheibe hängt nämlich ab, nicht allein von der Geschwindigkeit des Wachsthums, sondern auch von dessen Dauer; hört eine Zone zu wachsen auf, bevor man die Messung vornimmt, so lehrt diese weder etwas über die Geschwindigkeit, noch über die Dauer des Wachsthums. Eine Zone hört aber um so früher zu wachsen auf, je weiter entfernt sie vom Vegetationspunkt liegt, und es leuchtet ein, dass man auch das Maximum der Zuwachse an verschiedenen Stellen finden muss, je nachdem man kürzere oder längere Zeit nach der Markirung bis zur Messung verstreichen lässt; je länger die Wurzel wächst, desto mehr rückt das Maximum von hinten her in die vorderen Zonen, welche man bezeichnet

hat. Eine sehr grelle Beleuchtung findet das eben Gesagte in folgendem Beispiel.

Eine in feuchter Luft wachsende und oft benetzte Wurzel von Faba war in Zonen von je 1 mm getheilt; sie wurde täglich, je nach 24 Stunden gemessen; Temp. = 18—21 ° C. täglich. Ich stelle hier nur die Zuwachse so zusammen, wie sie sich aus den Messungen des 1., 2. und 3. Tages ergaben.

Zuwachse in Millimeter

Zone	in 24 Stunden	in 2×24 Stunden	in 3×24 Stunden
X	0	0	0
IX	0	0	0
VIII	0	0	0
VII	0,4	0,4	0,4
VI	0,5	0,5	0,5
V	1,5	1,5	1,5
IV	3,0	3,0	3,0
III	5,6	6,6	6,6
II	4,5	15,0	17,0
I	1,8	5,0	23,0

Hier lag also nach 24 Stunden das Maximum der Zuwachse in der Zone III, nach 2 × 24 Stunden aber in der Zone II, nach 3 × 24 Stunden in der Zone I; die Zone III hatte nämlich schon vor der zweiten Messung, die Zone II erst vor der dritten Messung zu wachsen aufgehört, die Zone I aber wuchs noch nach dieser fort. Da nun die ursprünglich bezeichneten Zonen zwar gleich lang sind, aber verschiedenes Alter besitzen, so muss von der Spitze aus gezählt, jede folgende Zone, wenn man sie ganz auswachsen lässt, um so kürzer bleiben, je weiter sie rückwärts liegt, denn je mehr dies der Fall, einem desto entwickelteren Theil der Wurzel gehört sie an, d. h. je weiter eine Zone zurückliegt, desto ausgewachsener sind die Zellen, desto weniger haben sie noch zu wachsen. Lässt man also nach der Markirung lange Zeit bis zur ersten Messung verstreichen, so lehrt diese nur, wie viel jedes Stück noch an Länge überhaupt zunehmen konnte, nicht aber, mit welcher Geschwindigkeit dies in den einzelnen Zonen geschieht. — Da in unserem Beispiel die Zonen IV, V, VI, VII schon von der ersten Messung ausgewachsen waren, so ist über ihre Wachsthumsgeschwindigkeit aus der Messung nichts zu entnehmen, und weil dies der Fall ist, so lehrt diese auch nichts über die Stelle, wo das Wachsthum am ersten Tage am raschesten war, sondern nur, dass in den ersten 24 Stunden die Zone III einen grösseren Zuwachs hatte, als die folgenden; ob dies Folge ihrer grösseren Wachsthumsgeschwindigkeit oder ihrer längeren Wachsthumsdauer sei, bleibt bei unserem Beispiel ganz unbekannt.

Um also von der Dauer des Wachsens der einzelnen Zonen unabhängig zu werden und die Geschwindigkeit selbst vergleichen zu können, ist es nöthig möglichst kurze Zeit nach der Markirung bis zur ersten Messung verstreichen zu lassen, oder aber man muss das Wachsthum der ganzen Wurzel durch niedere Temperatur so verlangsamen, dass auch die älteren Zonen noch längere Zeit wachsen können; in beiden Fällen sind aber natürlich die Zuwachse gering und die Messungsfehler relativ gross; doch zeigen die Beobachtungen, dass je kürzer man die Zeit bis zur ersten Messung nimmt, desto mehr das Maximum der Zuwachse nach hinten rückt. Bezüglich der Vertheilung der Wachsthumsgeschwindigkeit lehrte unser letztes Beispiel nur soviel, dass sie von der Spitze bis zur III. Zone zunimmt, ob sie hinter dieser abnimmt, blieb ganz ungewiss, da man nicht wissen konnte, wie lange Zeit die Zonen IV, V, VI, VII gewachsen waren. Dieses Bedenken wird jedoch durch Messung in kürzeren Zeiträumen beseitigt; so z. B. durch folgende.

Pisum, Wurzel 4—5 cm lang,
Zonen 1 mm lang, 18—19° C.

Zuwachse in Wasser

Zone	nach 6 Stunden	in den späteren 18 Stunden
X	0,2 mm	0,0 mm
IX	0,2 „	0,1 „
VIII	0,3 „	0,1 „
VII	0,7 „	0,1 „
VI	0,8 „	0,2 „
V	1,0 „	0,4 „
IV	1,0 „	1,0 „
III	0,8 „	3,2 „
II	0,2 „	5,8 „
I	0,2 „	1,3 „

Hier lag also das Maximum der Zuwachse in den ersten 6 Stunden wahrscheinlich an der Grenze der vierten und fünften Zone; dass die Abnahme der Zuwachse in den folgenden Stücken nicht bloss von einem früheren Erlöschen des Wachsthums in ihnen herrührt, sondern durch langsameres Wachsen verursacht ist, wird dadurch bewiesen, dass diese Zonen auch in den folgenden Stunden noch ein wenig gewachsen sind. Hätte man die erste Messung 24 Stunden nach der Markirung vorgenommen, so hätte man das Maximum der Zuwachse in der Zone II gefunden.

Noch deutlicher tritt die Abnahme der Geschwindigkeit des Wachsthums in den hinteren Querzonen in folgenden Messungen hervor:

Faba,

Wurzeln in Wasser wachsend, anfangs circa 2 cm lang;
Zonen anfangs 1 mm lang; Temp. = 18- 19° C.

Zuwachse in Millimeter.

Zone	in den ersten 6 Stunden	in den späteren 17 Stunden
X	0,0	0,0
IX	0,2	0,1
VIII	0,2	0,4
VII	0,3	0,4
VI	0,5	0,5
V	**0,8**	1,2
IV	**0,8**	3,2
III	0,5	5,5
II	0,3	**7,7**
I	0,0	1,0

Das Maximum lag in den ersten 6 Stunden wahrscheinlich an der Grenze der vierten und fünften Zone, die dahinter liegenden Zonen VI—IX sind auch später noch deutlich gewachsen, folglich ist die bei der ersten Messung konstatirte Abnahme der Zuwachse durch Verminderung der Geschwindigkeit, nicht aber durch früheres Aufhören des Wachsthums bewirkt.

Faba, ebenso.

Zuwachse in Millimeter.

Zone	in den ersten 6 Stunden	in den folgenden 17 Stunden
X	0,1	0,1
IX	0,1	0,2
VIII	0,5	0,3
VII	**1,0**	0,5
VI	**1,0**	1,5
V	0,5	2,5
IV	0,4	**4,1**
III	0,3	3,7
II	0,0	2,0
I	0,0	1,0

Hier lag das Maximum in den ersten 6 Stunden wahrscheinlich an der Grenze der sechsten und siebenten Zone; die Abnahme der Zuwachse in den folgenden Zonen ist nicht Folge ihres früheren Aufhörens, da sie noch später fortwuchsen, sondern sie beweist, dass die Geschwindigkeit des Wachsens hinter der Zone VII abnimmt.

Hätte man die erste Messung nach 24 Stunden vorgenommen, so hätte man im vorletzten Fall das Maximum der Zuwachse in der Zone II, im letzten Fall in der Zone IV wahrgenommen.

Faba, ebenso behandelt.

Fünf Zonen je **2** mm lang; Wurzel in Wasser von 18° C.

Zuwachse in Millimeter.

Zone	in den ersten 6 Stunden	in den folgenden 18 Stunden
V	0,2	0,3
IV	0,8	0,7
III	**1,0**	2,5
II	0,7	**4,3**
I	0,3	3,3

Faba, ebenso.

V	0,8	0,5
IV	0,8	0,7
III	**1.2**	2,2
II	1,0	**3,5**
I	0,0	3,0

Für die hier 2 mm langen Zonen gelten dieselben Betrachtungen wie vorhin.

Zea Mais,

Wurzel anfangs 20 mm lang, in Wasser von 22° C. wachsend; Zonen 1 mm lang.

Zuwachse in Millimeter.

Zone	nach 6 Stunden	in den späteren 17 Stunden
X	0	0
IX	0	0
VIII	0	0
VII	0,2	0
VI	0,3	0
V	0,8	0
IV	2,0	0,3
III	**2,2**	3,8
II	0,8	**16,7**
I	0,0	1,0

Ein zweites Exemplar verhielt sich ebenso; hier waren schon 6 Stunden nach der Markirung bei hoher Temperatur die Zonen V, VI, VII ganz ausgewachsen, Zone IV wuchs in den folgenden 17 Stunden noch um 0,3 mm; sie war also bei der ersten Messung noch nicht ausgewachsen, demnach war sie langsamer gewachsen als die Zone III.

Im Vorstehenden wurden die Bedingungen genannt, unter denen aus den gleichzeitigen Partialzuwachsen verschieden alter Querzonen die Folgerung zu ziehen ist, dass die Geschwindigkeit des Wachsens, hinter der Stelle, wo

sie ihr Maximum erreicht hat, wieder abnimmt und bis Null sinkt. Nennt man v_1, v_2, . . . die Wachsthumsgeschwindigkeiten der Zonen I, II . . . , so lässt sich dieser Satz ausdrücken durch das Schema:

I II III IV V VI VII VIII

$$v_1 < v_2 < v_3 < v_4 > v_5 > v_6 > v_7 > \text{Null}.$$

Vergleicht man nun die Zuwachse einer und derselben Querzone in aufeinanderfolgenden gleichen Zeiten, so findet man ebenfalls, und mit grösserer Sicherheit, dass die Geschwindigkeit erst zunimmt, ein Maximum erreicht und wieder abnimmt, bis sie endlich auf Null sinkt. — Die zur Beobachtung zu wählende Querscheibe muss natürlich sehr jung sein; an älteren von der Spitze um einige Millimeter entfernten Querscheiben würde man nur noch das Abnehmen, aber nicht mehr die anfängliche Zunahme der Wachsthumsgeschwindigkeit beobachten; sie darf aber auch nicht den Vegetationspunkt selbst einschliessen, da hier das Wachsthum, so lange die Wurzel sich überhaupt verlängert, so zu sagen immerfort von neuem anfängt. — Bei Beobachtungen dieser Art kommt es vor allem darauf an, die Temperatur in den aufeinanderfolgenden Zeiten konstant zu erhalten oder doch nur solche Versuche als massgebend zu betrachten, wo bei steigender Temperatur (unter dem Optimum) die Zuwachse fallen und umgekehrt. Dieser Forderung wurde in den folgenden Versuchen sorgfältig Rechnung getragen.

Faba; Wurzel in Wasser.

Die beobachtete anfangs 1 mm lange Querscheibe hatte ihre vordere Grenze 1 mm über den Vegetationspunkt:

Zuwachse in je 24 Stunden.

1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag
5,8 mm	13,2 mm	6,5 mm	0,0 mm

tägliche Mitteltemperatur des Wassers

20,5° C.	20,7° C.	21,0° C.	21,1° C.

Faba; Wurzeln in feuchter Luft

oft befeuchtet; die Querscheiben anfangs 1 mm lang.

Erstes Beispiel: die beobachtete Querscheibe war anfangs, 0,5 mm vom Vegetationspunkt entfernt.

Zuwachse in Millimeter binnen je 24 Stunden.

1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
1,3	5,7	12,5	10,5	9,0	0,0

Zweites Beispiel, zwei anfangs je 1 mm lange Querzonen beobachtet, deren vordere vom Vegetationspunkt um 1 mm entfernt war.

Zuwachse in Millimeter in je 24 Stunden.

Zone	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag.
II	3,9	5,9	0,5	0
I	0,9	9,4	6,0	0

Drittes Beispiel, ebenso.

Zone	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag
II	4,0	8,8	0	
I	0,7	9,7	11,3	0,5

Viertes Beispiel, ebenso.

II	2,4	9,0	0,6	0,2
I	0,3	3,3	9,5	4,0

Der Einwand, dass die Messung bei dieser Methode die Zuwachse ungleichlanger Stücke betrifft, indem sich eben die gemessene Querzone verlängert, trifft unseren Folgepunkt nicht; eben deshalb weil die Zuwachse mit steigender Länge der Zone anfangs zwar zunehmen, aber mit noch mehr steigender Länge doch wieder abnehmen; die Verschiedenheit der Zuwachse ist also nicht eine Funktion der Länge, sondern des Alters, d. h. des verschiedenen Entwickelungszustandes der Querzone; sehr deutlich tritt dies in folgendem Schema hervor, wo l_1, l_2, l_3 . . . die successiven Längen derselben Zone, r_1, r_2 . . . ihre Zuwachse an den successiven Tagen T_1, T_2 . . . bedeutet:

für $T_1 \quad T_2 \quad T_3 \quad T_4 \quad T_5 \quad T_6$

ist $l_1 < l_2 < l_3 < l_4 < l_5 = l_6$

aber $r_1 < r_2 < r_3 > r_4 > r_5 >$ Null.

Die hier über den Wachsthums-Modus der Hauptwurzeln angestellten Betrachtungen gelten nun auch in den wesentlichen Punkten für ganze Stengel und im Besonderen für einzelne gestreckte Internodien, welche an ihrem oberen oder unteren Ende eine intercalare Bildungszone besitzen, wie das epikotyle Internodium von Phaseolus multiflorus, dessen Wachsthumsmodus aus der Tabelle auf p. 707 (dieser Sammlung) ersichtlich ist. Doch geht Müller[1]) viel zu weit, wenn er sagt, „dass zwischen der Wachsthumsweise des Stammes und derjenigen der Wurzel kein Unterschied besteht". Ein immerhin bedeutungsvoller Unterschied liegt darin, dass die Länge der wachsenden Region bei den Stengeln und Internodien gewöhnlich eine sehr beträchtliche, mehrere bis viele Centimeter umfassende ist, während sie bei der Wurzel selten 10 mm erreicht[2]). Als nächste Ursache dieser Verschiedenheit habe ich bereits in meiner vorläufigen Mittheilung[3]) angegeben, dass jede Querscheibe der Wurzel ihre Wachsthumskurve rascher und in steilerem Bogen durchläuft; auch hob ich hervor, dass es wahrscheinlich diese Wahrnehmung sein dürfte, die Müller[4]) in dem an sich unrichtigen Satze: die „Wurzel wächst rascher wie der Stamm" ausdrücken wollte.

[1]) Müller, Botan. Zeitung 1870, p. 727.

[2]) Ich werde jedoch später zeigen, dass bei Luftwurzeln zuweilen die wachsende Region viel länger ist.

[3]) Phys. mediz. Gesellsch. in Würzburg. 16. März 1871.

[4]) Müller, Botan. Zeitung 1870, p. 810.

§ 20. Die wachsenden Theile werden vorwärts gestossen. Ist die Wurzelbasis fixirt, die Spitze frei, so muss die durch Intussusception bewirkte Verlängerung der wachsenden Region mit einer nach vorn gerichteten translatorischen Bewegung verbunden sein, derart, dass jeder weiter vorn liegende Querschnitt sich rascher bewegt, als jeder hinter ihm liegende. Ist in Fig. 56 *A* die Wurzel vom Vegetationspunkt aus in 10 Zonen von 1 mm Länge getheilt und die umgebogene Spitze der Nadel *n* mit der Marke 0 auf gleiches Niveau gebracht, so findet man schon nach wenigen Stunden die Marke 1 und 2, später auch 3 und 4 an dem Index vorbeigewandert; *B* zeigt die Wurzel nach 22 Stunden (21° C. in Wasser), wo bereits die Marke 5 an der Stelle liegt, die anfangs von der Marke 0 eingenommen wurde; die Fig. *B* zeigt auch, dass die Marken 6 bis 9 sich dem Index genähert haben, abwärts gestossen worden sind, diese Bewegung setzte sich auch später noch fort, denn nach 24 Stunden stand die Marke 5 um 1 mm unter dem Zeiger.

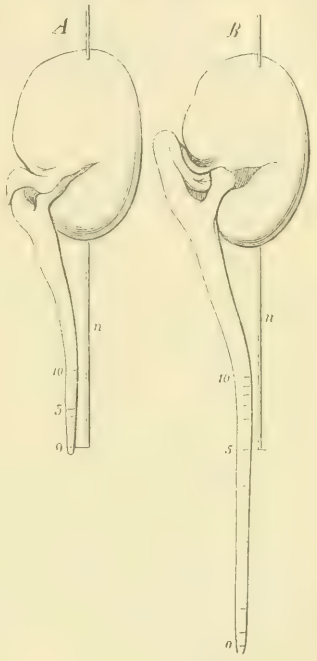


Fig. 56.
Keimpflanze von Faba, das Vorbeirücken der Marken der wachsenden Region der Wurzel an der festen Spitze der Nadel *n* zeigend.

Die Vergleichung der Lage der Marken von *A* und *B* lässt sofort erkennen, dass Nr. 0 am raschesten gewandert, am tiefsten hinabgestossen worden ist, und dass die zurückgelegte Wegstrecke um so geringer ist, je näher eine Marke am hinteren Ende der wachsenden Region liegt. Es leuchtet ein, dass die Marke 9 um soviel vorwärts gestossen wird, als der Zuwachs der Querzone X beträgt, dass die Marke 8 aber einen Weg zurücklegt, der der Summe der Zuwachse von X und IX gleich ist u. s. w.; dass endlich die Marke 0 um die ganze Länge vorwärts gestossen wird, die aus allen Partialzuwachsen resultirt. Für den durch *B* repräsentirten Zustand zeigte nun die Messung Folgendes:

Zone	Zuwachs in mm	Marke Nr.	ist vorwärts gest. um mm:
X	0,2	9	0,2
IX	0,6	8	0,8
VIII	0,7	7	1,5
VII	0,8	6	2,3
VI	2,0	5	4,3
V	3,5	4	7,8

Zone	Zuwachs in mm	Marke Nr.	ist vorwärts gest. um mm:
IV	6,5	3	14,3
III	8,0	2	22,3
II	2,5	1	24,8
I	1,0	0	25,8

Summe der Zuw. 25,8

Bei ganz gleicher Behandlung ergab sich für eine Erbsenwurzel:

Zone	Zuwachs in mm	Marke Nr.	wurde verschoben um mm:
X	0	9	0
IX	0	8	0
VIII	0	7	0
VII	0,3	6	0,3
VI	0,5	5	0,8
V	1,5	4	2,3
IV	3,0	3	5,3
III	5,5	2	10,8
II	4,5	1	15,3
I	0,5	0	15,8

Summe 15,8

Ganz ebenso verhalten sich die Wurzeln in Erde; um es zu beobachten, steckte ich Keimpflanzen von Faba an die Glaswand des Kastens Fig. 50 *B*, so dass die Markirung zu sehen war, dann wurde ein Papierindex so auf die Glaswand geklebt, dass seine Spitze auf die Marke 0 zeigte, während ein anderer die Lage des obersten Theilstrichs bezeichnete, um zu sehen, ob diese Stelle unbeweglich sei.

Zone	Ursprüngliche Länge der Zonen
VI	10 mm
V	2 „
IV	2 „
III	2 „
II	2 „
I	2 „

Nach 16 Stunden ergab sich:

Zone	Zuwachs in mm	Marke Nr.	ist gewandert um mm:
VI	0,5	5	0,5
V	1,5	4	2,0
IV	2,0	3	4,0
III	3,5	2	7,5
II	6,0	1	13,5
I	4,0	0	17,5

Summe 17,5

Bei dieser Bewegung ist jeder Querschnitt zugleich passiv, indem er von den hinter ihm liegenden gestossen wird, aber auch zugleich aktiv, indem er die vor ihm liegenden stossen hilft. Der Effekt dieses Vorganges, wenn der Vorgang selbst auch verschieden ist, kann verglichen werden mit dem Vordringen der Spitze eines Nagels, den man in ein Brett hineinhämmert; wie die Nagelspitze die Fasern des Brettes aus einander drängt und sich selbst zwischen diese hineinschiebt, so drängt die Wurzelspitze die Körnchen der Erde auseinander, schiebt sie bei Seite und dringt so mit Gewalt vor; ein Vorgang, der sich hinter einer Glaswand beobachten lässt; ein blosses Hinabsinken der Wurzelspitzen in die Lücken des Bodens, wie man nach der Knight-Hofmeister'schen Theorie[1]) annehmen musste, findet nicht statt, was übrigens auch aus dem Eindringen der Wurzelspitze in Quecksilber (s. unten) folgt.

Die Grösse der Kraft, mit welcher die Wurzelspitze vorwärts gestossen wird, zu bestimmen, scheint kaum möglich. Offenbar resultirt diese Kraft unmittelbar aus dem Vorgang des Wachsthums durch Intussusception selbst; sie ist an jedem im Wachsen begriffenen Punkte thätig; die Moleküle müssen auseinander gedrängt, ihre Kohäsion also überwunden werden, damit neue zwischen ihnen sich einlagern können; man könnte dies die innere Arbeit des Wachsthums nennen; die Gewalt jedoch, mit welcher dieses Auseinanderschieben der Moleküle geschieht, ergiebt noch einen Ueberschuss, der dazu verwendet wird, die umliegenden Theile, auch wenn diese auf Widerstand treffen, vorwärts zu schieben, was man die äussere Arbeit des Wachsthums nennen könnte. Bestimmt man nun, ein wie grosses Gewicht eine wachsende Wurzelspitze auf eine bestimmte Höhe in gegebener Zeit zu haben vermag, so misst man also im besten Falle nur die äussere Arbeit des Wachsthums; über die innere wird dadurch gar nichts ausgesagt[2]). Aber auch diese äussere Arbeit zu messen ist bisher nicht gelungen. Lässt man nämlich die senkrecht abwärts wachsende Wurzel ein Gewicht heben, so wächst sie dabei gerade fort, wenn dieses leicht ist, wird aber der Widerstand grösser, so biegt sich die Wurzel und es treten Abnormitäten ein. Mir gelang es wiederholt, durch eine Wurzel von Faba, die in feuchter Luft mit senkrechter Spitze auf eine hohle (etwas Wasser enthaltende) Wachsplatte traf, ein Uebergewicht von 1 g über eine Rolle ziehen zu lassen, ohne dass Biegung eintrat. War das zu hebende Gewicht grösser, so bogen sich die Wurzeln sehr stark. Ein derartiger Versuch beweist also die Biegsamkeit der Wurzel und dass die äussere Arbeit des Wachsens immerhin eine beträchtliche ist; sie kann aber viel beträchtlicher sein, gerade so wie die Gewalt, womit ein zwischen Wider-

[1]) Vergl. Hofmeister, Botan. Zeitung 1869, p. 33.

[2]) Vergl. Müller, Botan. Zeitung 1871, p. 729 ff., wo die innere Arbeit des Wachsthums nicht berücksichtigt ist.

lagen eingeklemmter Eisenstab durch Erwärmung sich ausdehnt, viel grösser sein kann als seine Biegungsfestigkeit, indem er sich durch die Ausdehnung zwischen seinen Widerlagen biegt. — Lässt man Wurzeln dagegen in feuchten Modellirthon senkrecht hinabwachsen, so können die Biegungen vermieden werden, allein die Athmung der Wurzel leidet in dem dichten Medium [1], diese wächst langsamer und der Widerstand, den sie überwindet, ist nicht genau zu bestimmen. Selbst das Eindringen der senkrecht wachsenden Wurzel in Quecksilber gewährt die gewünschte Einsicht nicht; die grösste geleistete äussere Arbeit wäre nämlich proportional dem hydrostatischen Druck an derjenigen tiefsten Stelle, bis zu welcher die Wurzelspitze in Quecksilber ohne Biegung eindringt; allein diese Tiefe ist kaum zu bestimmen, denn die Wurzel, anfangs gerade, krümmt sich, wenn sie 2—3 cm Tiefe erreicht, und stirbt dann gewöhnlich ab, vorwiegend wohl in Folge des Luftmangels. Doch ist das Wachsen in Quecksilber wenigstens insofern lehrreich, als es zeigt, dass die äussere Arbeit, welche das Wachsen zu leisten im Stande ist, sehr beträchtlich sein muss, da die Geschwindigkeit des Wachsens durch den Gegendruck des Quecksilbers nicht merklich verändert wird, denn offenbar muss die bewegende Kraft um so grösser sein, ein je grösserer Widerstand ohne merkliche Störung der Bewegung überwunden wird.

Ich habe 9 Versuche derart angestellt, dass jedesmal eine gleiche Anzahl möglichst gleicher Keimpflanzen von Faba in zwei Glascylindern so befestigt wurden, dass die Wurzeln der einen in Wasser, die der anderen in Quecksilber [2] hinabwachsen mussten; das letztere war mit dünner Wasserschicht bedeckt; bei beiden tauchte die Wurzelspitze anfangs nur 1—2 mm in das Wasser, resp. das Quecksilber. Die folgenden Zuwachsgrössen, die meist in 24 Stunden erreicht wurden, sind die Mittelzahlen aus den in edem Cylinder wachsenden Wurzeln, deren Zahl in der letzten Kolumne genannt ist [3].

Nummer des Versuches.	Zuwachs in Millim. im Mittel für eine Wurzel		Gleiche Zahl der Wurzeln in Wasser und Quecksilber.
	Wasser	Quecksilber	
1	36,0	39,7	3
2	20,0	20,2	4
3	16,8	17,5	4
4	19,5	15,5	4

[1] Was Müller, Botan. Zeitung 1871, p. 714, übersehen hat.

[2] Das Quecksilber wird zu derartigen Zwecken am besten durch wiederholtes heftiges Schütteln mit Wasser, bis dieses ganz klar bleibt, gereinigt.

[3] Da gegenwärtig Niemand das Eindringen senkrecht abwärts gerichteter Wurzeln in Quecksilber leugnet, so wäre es überflüssig, die oft genannte Litteratur darüber nochmals zusammenzustellen. Aus den Angaben von Pinot, Mulder und Payer ist ohnehin wenig Sicheres zu entnehmen: viel besser sind die Versuche von Speschneff, Botan. Zeitung 1870, p. 65 ff.

Nummer des Versuches	Zuwachs in Millim. im Mittel für eine Wurzel Wasser	Quecksilber	Gleiche Zahl der Wurzeln in Wasser und Quecksilber
5	16,0	12,5	2
6	15,5	21,8	4
7	19,0	16,5	4
8	16,5	24,5	2
9	15,2	11,9	6
Allgemeines Mittel	19,4	20,0	aus je 33 Wurzeln.

Bei den einzelnen Versuchen ist, wie man sieht, das Wachsthum bald im Quecksilber, bald im Wasser etwas schneller, wie nach den individuellen Verschiedenheiten, die bei so geringer Individuenzahl noch nicht ausgeglichen sind, zu erwarten steht; nimmt man aber das Mittel aus allen Versuchen, so ist die Geschwindigkeit im Quecksilber noch etwas grösser als in Wasser, auch das ist offenbar noch Folge der nicht ausgeglichenen individuellen Verschiedenheiten, zeigt aber jedenfalls, dass die durch Quecksilberdruck etwa bewirkte Verlangsamung des Wachsthums eine nur unbeträchtliche, die Grösse der Kraft, womit die Wurzel vordringt, also eine sehr bedeutende sein muss.

Wachsthum gekappter und gespaltener Wurzeln.

§ 21. Wachsthum nach Wegnahme der Wurzelspitze. In Ciesielski's mehrfach citirter Arbeit findet sich p. 29 die Angabe, dass Wurzeln von Pisum, Lens, Vicia sativa, denen man den Vegetationspunkt weggeschnitten hat, sich weiter entwickeln, indem die hinter dem Schnitt liegenden Theile sich ausbilden, dass aber solche Wurzeln von der Schwere nicht mehr beeinflusst werden und sich nicht abwärts krümmen[1]).

Bei häufiger Wiederholung des Versuches mit Fabawurzeln, denen ich die Spitze 1,0 bis 0,5 mm über dem Vegetationspunkt wegschnitt und die ich dann in feuchter Luft, Wasser oder Erde weiter wachsen liess, trat zunächst die Erscheinung hervor, dass die gekappten Wurzeln auffallend starke Nutationen machen, indem sie innerhalb der wachsenden Region kräftige Krümmungen erfahren, deren Krümmungsradius nicht selten nur einige Millimeter beträgt, während der Bogen einen Halbkreis erreicht, so dass bei senkrecht abwärts hängenden Wurzeln die Schnittfläche am Spitzenende auf-

[1]) Ciesielski machte hierbei auch die interessante Entdeckung, dass solche gekappte Wurzeln später oft einen neuen Vegetationspunkt bilden; auch ich habe dies gesehen, und Dr. Prantl ist mit einer genaueren Untersuchung über die Art, wie die neue Spitze sich bildet, beschäftigt. Ich fand auch, dass an einer in Wasser kräftig fortwachsenden Längshälfte einer Wurzel der Vegetationspunkt sich ergänzte und nun mit allseitiger Rindenbildung fortwuchs.

wärts gerichtet wird. Diese Nutation erfolgt mit so grosser Kraft, dass sehr häufig bei horizontalen, selbst in feuchter Erde liegenden Wurzeln, der Einfluss der Gravitation auf das Wachsthum überwogen wird, so dass unregelmässige Krümmungen seitwärts und aufwärts zu Stande kommen, aber gerade diese, von Ciesielski wie es scheint übersehenen, Nutationen, welche die Operation hervorruft, erschweren die Beantwortung dieser Frage, ob gekappte Wurzeln wirklich auf den Einfluss der Gravitation nicht mehr reagiren, wie er behauptet[1]). Ich kann jedoch anführen, dass gekappte und horizontal gelegte Wurzeln, zumal in feuchter Erde, (wo die Abwärtskrümmung gesunder Wurzeln am entschiedensten eintritt) häufiger abwärts als aufwärts sich krümmen, und dass die Abwärtskrümmung oft energischer ist als die durch Nutation in anderem Sinne hervorgebrachten Krümmungen. Ich glaube die Gesammtheit der Erscheinungen daher so deuten zu müssen, dass bei gekappten Wurzeln der Einfluss der Gravitation, der wirklich noch vorhanden ist, durch die Nutation nur verdeckt und oft unkenntlich gemacht wird. Da, wie ich sogleich zeigen werde, das Wachsthum der hinter dem Schnitt liegenden Querzonen nicht beeinträchtigt ist, und da die geotropische Krümmung durch den Einfluss der Schwere auf alle hinter der Spitze liegenden wachsenden Querzonen hervorgerufen wird, so ist auch nicht einzusehen, durch welchen geheimen Einfluss die Wegnahme des Vegetationspunktes einen Vorgang hindern sollte, der gar nicht in ihm, sondern in älteren Querzonen des Gewebes stattfindet.

Abgesehen von den Nutationen verläuft das Wachsthum der gekappten Wurzeln ganz ebenso, wie wenn der Vegetationspunkt noch vorhanden wäre; jede Querzone, auch die dem Schnitt nächste, vollendet ihr Wachsthum nach demselben Gesetz, und die Partialzuwachse zeigen von vorn nach hinten verglichen dieselbe Zu- und Abnahme wie in einer unverletzten Wurzel.

Zur Veranschaulichung mag ein Beispiel genügen. Zwei Fabakeime mit circa 20 mm langer, senkrecht hinabhängender Wurzel wuchsen, häufig benetzt, in feuchter Luft neben einander in demselben Rezipienten (18 bis 20° C.); 0,5 mm über dem Vegetationspunkt war der einen die Spitze weggeschnitten; beide waren von dieser Stelle aus in Zonen von je 1 mm Länge markirt.

	Zuwachse in den ersten 24 Stunden.	
Zonen	Wurzel mit Spitze	ohne Spitze
X	0,5 mm	0,2 mm
IX	0,6 „	0,3 „
VIII	0,7 „	0,5 „

[1]) Schon Hartig (Botan. Zeitung 1866, p. 53) giebt an: „Schneidet man von aufgerichteten Wurzeln die Spitze ab, dann tritt eine Beugung gar nicht ein“; doch sagt er Nichts über die Länge des abgeschnittenen Stückes.

Zuwachse in den ersten 24 Stunden.

Zonen	Wurzel mit Spitze	ohne Spitze
VII	1,0 mm	1,3 mm
VI	1,2 „	2,0 „
V	2,5 „	3,2 „
IV	4,6 „	4,2 „
III	**5,0** „	**5,0** „
II	3,0 „	2,5 „
I	1,0 „	0,5 „
Summe der Partialzuwachse	20,1 mm	19,7 mm

Die nach je 24 Stunden wiederholte Messung der Zone I ergab die Zuwachse

	am 1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag
mit Spitze	0,9 mm	4,2 mm	6,0 mm	14 mm.
ohne Spitze	0,5 „	2,5 „	10,0 „	12 „

Für Zone II ebenso:

mit Spitze	3,0 „	13,0 „	0,0 „	0 „
ohne Spitze	2,5 „	12,2 „	0,5 „	0 „

Die Unterschiede im Gange des Wachsthums beider Wurzeln sind nicht grösser als sie sonst bei Vergleichung zweier Wurzeln gleicher Keimpflanzen auftreten, sie sind nicht durch die Operation sondern durch die Individualität bedingt.

Wenn aus Ciesielski's Mittheilung zu schliessen war, dass der Vegetationspunkt der Wurzel zwar keinen Einfluss auf das Wachsen, aber doch einen solchen auf die Abwärtskrümmung ausübt (zwei Sätze, die einander eigentlich widersprechen), so komme ich vielmehr zu dem Schluss, dass das Abschneiden des Vegetationspunktes, indem es Nutationen bewirkt, die Abwärtskrümmung nur stört und daher bei Versuchen über die Letztere als Fehlerquelle ebenso zu vermeiden ist, wie die Anwendung von Wurzeln, deren Spitze irgendwie abgestorben ist.

§ 22. Das Wachsen gespaltener Wurzeln. Werden frische, sehr turgescente Wurzeln durch einen halbirenden Längsschnitt bis auf 2—3 cm hinter der Spitze gespalten, so treten die beiden Längshälften nicht selten unter sehr spitzem Winkel auseinander, indem sich die ausgewachsenen Theile ein wenig nach aussen krümmen; sehr häufig tritt dieses Klaffen jedoch nicht ein, die beiden Hälften bleiben gerade neben einander liegen [1]). Zuweilen kommt es vor, dass sich die in lebhaftem Wachsen begriffenen Spitzentheile beider Hälften ein wenig nach innen krümmen, so dass die

[1]) Dutrochet mém. I, p. 15, 16, behauptet mit Unrecht das Gegentheil; Frank's Angaben für Pisum (dessen Beiträge p. 16, 17) sind dagegen in der Hauptsache richtig.

Schnittflächen konkav werden. Deutlicher ist es zu sehen, wenn man eine ganz grade Wurzel von Faba nur auf 5—6 mm Länge von der Spitze aus spaltet und die eine Hälfte ganz wegnimmt; die andere von dem Gegendruck jener befreit, biegt sich nun deutlicher einwärts; die Krümmung an einem so kurzen Stück ist als solche nicht leicht zu erkennen; hält man jedoch die gerade Wurzel senkrecht vor sich hin und denkt man sich die Wachsthumsachse als vertikale Linie verlängert, so bemerkt man, dass die Schnittfläche der übriggebliebenen Hälfte diese Linie schneidet. Zuweilen treten jedoch auch kräftigere Krümmungen mit der Schnittfläche konkav an den Längshälften innerhalb der wachsenden Region auf, sowohl bei der Hauptwurzel von Faba, wie bei sehr rasch wachsenden Luftwurzeln von Aroideen.

Werden nun Wurzeln vor dem Spalten in gewohnter Weise markirt, dann vertikal mit der Spitze abwärts in feuchter Luft, in Wasser oder in feuchter sehr lockerer Erde sich selbst überlassen, so beobachtet man folgende Erscheinungen, auch dann wenn die Wurzeln sich in der feuchten Luft eines sehr langsam um horizontale Achse rotirenden Rezipienten sich befinden, wo also geotropische Krümmungen ausgeschlossen sind.

Nach einigen Stunden krümmen sich die beiden Längshälften innerhalb der wachsenden Region einwärts, die Schnittflächen nehmen die Konkavität, die Rinde wird konvex; oft stemmen sie sich dabei gegeneinander bis eine Hälfte neben der anderen vorbeigleitet und beide sich nun ungehindert weiter krümmen (Fig. 57 Faba *E, D, A*); ganz ebenso verhalten sich gekappte und gespaltene Wurzeln (*C*); war die eine Längshälfte weggenommen, so krümmt sich die andere ungehindert (*B*). Zuweilen kommt durch eine Torsion die Schnittfläche der einen Längshälfte mit der anderen in der Gegend des stärksten Zuwachses in Berührung und, wie es scheint in Folge des Druckes, umschlingt sie diese nun in einer, selbst in zwei eng anliegenden Windungen. An dem Auseinanderrücken der Marken erkennt man, dass die Krümmung immer nur innerhalb der wachsenden Region erfolgt und dass sie an den Orten des stärksten Zuwachses den kleinsten Krümmungsradius besitzt (Fig. 57 *B, C*), der oft selbst bei dicken Wurzeln nur 2—3 mm beträgt; die Spitzen werden oft durch die Krümmung der älteren wachsenden Theile ganz zurückgebogen (*C, D*) und bei den dünneren Wurzeln der Erbsen

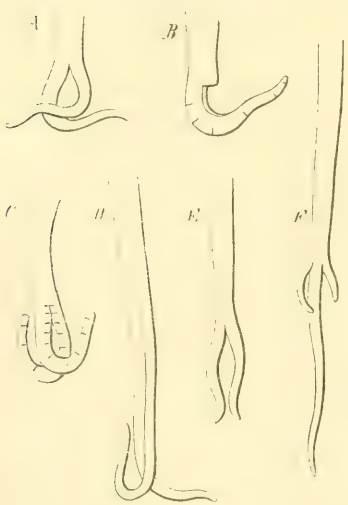


Fig. 57.
Gespaltene Fabawurzeln in normaler Stellung wachsend.

bildet nach 20 Stunden eine Hälfte (nach Wegnahme der anderen) oft einen vollen Kreis, von 1—3 mm Durchmesser.

In Folge der Spaltung ist das Wachsthum jeder Längshälfte merklich verlangsamt, die einzelnen Querzonen folgen aber der oben beschriebenen Regel, wie schon aus Fig. 57 *B*, *C* zu erkennen ist. Hat man durch den Längsschnitt ungleiche Hälften hervorgebracht, so wächst immer die dickere Hälfte am stärksten, also diejenige, welche einen grösseren Theil des axilen Stranges enthält. Macht man in der wachsenden Region solche longitudinale Einschnitte, dass zwei seitliche, bloss aus Rindenparenchym bestehende Lappen von einer mittleren Lamelle abgelöst werden, welche den ganzen axilen Strang und zwei Rindestreifen besitzt, so wächst diese Mittellamelle allein und zwar sehr kräftig weiter, während die Rindenlappen gar nicht wachsen (Fig. 57 *F*).

Frank, der die Einwärtskrümmungen gespaltener, in Wasser liegender Wurzeln von Pisum, Phaseolus multiflorus, Linum usitatissimum, Tropaeolum majus beobachtete, sagt (l. c. p. 17), dass bei anderen Pflanzen wie Zea Mais, Phragmites communis, Sium latifolium, Alisma Plantago die Erscheinung nicht auftritt; für Zea Mais habe ich mich jedoch davon überzeugt, dass die Längshälften sich ganz wie bei Pisum verhalten; dicke Luftwurzeln von Aroideen krümmen sich[1]) mit ihren Spaltflächen in Wasser ebenfalls einwärts, besonders deutlich wenn sie durch zwei sich kreuzende Längsschnitte in 4 Theile gespalten sind, und ich zweifle nicht, dass alle Wurzeln, wie die oben beschriebenen sich verhalten.

Aus meinen zahlreichen Beobachtungen an gespaltenen Wurzeln folgere ich nun zweierlei, nämlich:

a) dass die Rindenzellen der Wurzeln überhaupt nur dann wachsen, wenn ihnen vom axilen Strang aus Nahrungsstoff zugeführt wird, der in radialer Richtung das Gewebe durchsetzt; würden alle zum Wachsthum der Rindenzellen nöthigen Stoffe denselben in der Längsrichtung von hinten her durch ältere Rindenzellen zugeführt, so wäre nicht einzusehen, warum vorn abgetrennte, hinten festhängende Rindelappen nicht wachsen. Denkt man sich also die wachsende Region in Querscheiben zerlegt, so wächst die Rinde einer jeden solchen von den Stoffen, die sie aus dem Theil des axilen Strangs derselben Querscheibe bezieht. Dass die Zellen des Stranges selbst aber die Nährstoffe von hinten her und schliesslich aus den Kotyledonen, herbeileiten, folgt nicht nur aus der Gesammtheit der Keimungsvorgänge, sondern auch daraus, dass hinten unterhalb der Kotyledonen abgeschnittene Wurzeln nur

[1]) Hier ist der Krümmungsradius grösser (die Krümmung also nicht so augenfällig), weil die Wurzeln dicker sind und ihr Zuwachs an einzelnen Querscheiben geringer, dafür aber auf eine grössere Länge vertheilt ist.

äusserst wenig wachsen, wie bereits Frank (Bot. Zeitung 1868 p. 564) angiebt und wovon ich mich selbst überzeugte.

b) Wird nun die Rinde durch den axilen Strang ernährt, so wächst sie schneller in die Länge als dieser, wie aus der Krümmung einer wachsenden Längshälfte ohne Weiteres folgt; aus dieser Thatsache sowohl, wie aus der nicht selten unmittelbar nach der Spaltung eintretenden Einwärtskrümmung folgt aber, dass in der wachsenden Region der Wurzel eine wenn auch geringe Spannung zwischen Rinde und axilem Strang besteht, indem der Letztere durch das rascher wachsende Rindenparenchym gedehnt wird, also negativ gespannt ist, wenn man die Spannung der Rinde positiv nennt. Man hat in neuerer Zeit das Vorhandensein dieser Spannung, für welche Dutrochet nur sehr unzulängliche Beweise beigebracht hatte, vorwiegend deshalb geleugnet, weil die Hälften einer längsgespaltenen Wurzel innerhalb der wachsenden Region meist nicht unmittelbar sich nach innen krümmen; allein die Krümmung während des Wachsthums der Hälften beweist jedenfalls, dass das Parenchym den Strang dehnt; wenn dies unmittelbar nach der Spaltung nicht sofort durch eine Krümmung sich äussert, so ist zu bedenken, dass die wachsende Region eine beträchtliche Steifheit besitzt, dass also schon eine bedeutende Kraft dazu gehört, sie zu krümmen; diese Kraft aber ist gering, weil die Elasticität des jungen Stranges sehr gering ist, er wird in der ganzen unverletzten Wurzel von dem ihn umgebenden Parenchym in dem Maasse gedehnt als dieses wächst; wächst dagegen nur eine halbe Wurzel, so wird der Strang zwar auch gedehnt, aber auf der Rindenseite stärker als auf der Schnittfläche und die entsprechende Krümmung wird deutlich sichtbar. Träte diese Erscheinung bei halbirten Wurzeln nur in feuchter Luft oder Erde ein, so könnte man glauben, die Schnittfläche des Stranges vertrockene und kontrahire sich dabei, allein die Krümmung der Längshälften ist in Wasser, wo der Strang an seiner Schnittfläche solches aufnehmen kann, viel stärker; demnach wächst er langsamer als die Rinde.

Hinter der wachsenden Region hört diese Spannung auf, weil der Strang die ihm angethane Dehnung durch Wachsthum seiner Zellen ganz ausgleicht; kommt später sogar die entgegengesetzte Spannung zum Vorschein, so dürfte dies wohl daher rühren, dass das Wachsthum der Zellen im Strange länger dauert als in der Rinde.

§ 23. Wirkung seitlichen Druckes auf die wachsende Region der Wurzel[1]). Werden Keimpflanzen von Pisum, Phaseolus, Faba, Zea in feuchter Luft so befestigt, dass die 10—30 mm lange Wurzel horizontal schwebt, und wird dann neben jeder Wurzelspitze eine Stecknadel oder ein Holzstäbchen so befestigt, dass die Wurzel einen merklichen

[1]) Vergl. meine vorläufige Mittheilung in der physik. med. Gesellschaft zu Würzburg 16. März 1872.

Druck erleidet, so erfolgt gewöhnlich binnen 8—10 Stunden oder später eine Krümmung innerhalb der wachsenden Region, so dass die der Nadel anliegende Stelle konkav erscheint; unter ungefähr 10 Exemplaren von Pisum findet man oft eines, dessen Wurzel eine ganze Schlinge um die Nadel gebildet hat oder in Form einer Schraubenwindung diese abwärts umläuft, indem das Wachsthum gleichzeitig von der Wirkung des seitlichen Druckes und dem Geotropismus beeinflusst wird; die übrigen Exemplare zeigen schwächere, einige gewöhnlich gar keine Krümmung, manche sind von der drückenden Nadel hinweggewendet, ausser Berührung mit ihr gekommen; Letzteres in Folge der bei Wurzeln so häufigen Nutation, die in anderen Fällen auch wieder veranlasst, dass die Wurzeln mit grösserer oder geringerer Kraft sich der Nadel andrücken und dementsprechend verschieden starke Krümmungen zeigen.

Offenbar wird die Krümmung durch Verlangsamung des Längenwachsthums auf der gedrückten Seite der Wurzel veranlasst, ähnlich wie bei den Ranken, wenn sie eine Stütze berühren; bei den so gekrümmten Wurzeln sind die Zuwachse ausserdem kleiner als bei den nicht gekrümmten.

Aehnliche Erscheinungen beobachtete ich auch an 5—6 cm langen Luftwurzeln von Cereus nycticallis, die sich um die Kanten eines eisernen Fensterpfostens so herumbogen, dass sie zweien Flächen, die sich rechtwinkelig schneiden, dicht anlagen. — Ich habe schon in meiner vorläufigen Mittheilung darauf hingewiesen, dass die Anschmiegung der Luftwurzeln der Orchideen und Aroideen wahrscheinlich auf einer ähnlichen Wirkung einseitigen Druckes beruht, den die wachsenden Wurzeln auf Mauern u. dgl. ausüben; dass dieser Druck nur gering zu sein braucht, sah ich daran, dass Luftwurzeln von verschiedenen Philodendren sich ebenso an freistehende Blattspreiten von anderen anschmiegten, ohne diese merklich aus ihrer Lage zu verschieben. Die Vorgänge bei dem Anschmiegen derartiger Luftwurzeln bedürfen jedoch eines genaueren Studiums, zu welchem es mir bisher an Material fehlte.

Bezüglich der Krümmung von Keimwurzeln bei meinen Versuchen habe ich noch nachzutragen, dass die drückende Nadel anfangs eine Stelle berührte, welche etwa 1—2 mm hinter der Spitze der Haube lag. Indem nun die ganze 6—8 mm lange vordere Region der Wurzel wächst, zumal die hinter der Nadel liegenden Theile sich strecken, wird ein Stück der wachsenden Region an der Nadel mit Reibung hingeschoben; war die Wurzel mit Theilstrichen von je 1 mm Distanz versehen, so wurden zwei bis drei derselben an der Nadel vorbeigeschoben (vergl. Fig. 56). Dieses vorbeigeschobene Stück war nun meist ganz gerade, die Krümmung lag dann an der Stelle allein, welche zur Zeit der Beobachtung der Nadel anlag. Es scheint, dass die vorher gekrümmten Stellen, wenn sie durch das Wachsthum der hinteren von der Nadel weggeschoben werden, sich wieder gerade strecken; endlich

kommt nach 15—20 Stunden eine Stelle an die Nadel, die keine weitere Verschiebung erfährt und an dieser ist nun die Krümmung eine bleibende.

Abwärtskrümmung der Hauptwurzeln.

§ 24. Es liegt ganz ausserhalb meiner hier gestellten Aufgabe, eine historisch-kritische Darstellung der Meinungen zu versuchen, die man seit den trefflichen Arbeiten Dodarts (1700)[1] und Duhamels (1758)[2] über die Abwärtskrümmung der Wurzeln gehegt hat. — Die Entdeckung Knights (1806)[3], dass die Richtung der Wurzelspitze nach unten ebenso wie die der Stengel nach oben eine Wirkung der Gravitation ist, wird in neuerer Zeit nicht mehr angefochten, seine von Hofmeister (1860)[4] genauer präcisirte Ansicht jedoch, wonach die Wurzelspitze wie ein weicher Körper durch ihr eigenes Gewicht sich abwärts krümmt, ist in den letzten Jahren vielfach Gegenstand der Kontroverse gewesen, nachdem Dutrochets Theorie (mém. p. 1 ff.) zumal durch Wigand[5] und Hofmeister beseitigt worden war. Zu einer abschliessenden Geschichte dieser Frage ist es jetzt noch zu früh; sie kann erst gegeben werden, wenn die Meinungen sich geklärt haben. Zu dieser Klärung, soweit sie die sichtbaren Vorgänge der Abwärtskrümmung selbst betrifft, sollen die folgenden Mittheilungen beitragen; dagegen ist es durchaus nicht meine Absicht, eine neue Theorie aufzustellen über die Art und Weise, wie die Schwere die Molekularvorgänge einer sich abwärtsrichtenden Wurzel verändert; eine solche Theorie kann erst dann gegeben werden, wenn die sichtbaren Vorgänge viel genauer bekannt sind, als bisher, und wenn gleichzeitig die Aufwärtskrümmung der Stengel besser bekannt sein wird. Die hier mitzutheilenden Beobachtungen haben mich bereits bei der Bearbeitung der III. Auflage meines Lehrbuchs (p. 755) veranlasst, die Knight-Hofmeister'sche Theorie der Abwärtskrümmung der Wurzeln aufzugeben.

§ 25. Die krümmungsfähige Region der Wurzel. Alle neueren Beobachter kommen darin überein, dass eine von ihrer normalen Lage abgelenkte, z. B. horizontal gelegte Wurzel, bevor sie sich krümmt, erst einige Zeit in gerader Richtung sich verlängert; auch darüber herrscht kein Zweifel, dass nur innerhalb der im Wachsen begriffenen Region die Krüm-

[1] Dotart, sur l'Affectation de la perpendiculaire, remarquable dans toutes les tiges, dans plusieurs racines etc. in histoire de l'Academie royale des sciences. Paris 1700 (enthalten in dem 1718 erschienenen Bande, p. 47 des zweiten Abschnittes für das Jahr 1700).

[2] Duhamel, physique des arbres II, p. 137.

[3] Knight, philos. Transact. 1806, Th. I, p. 99 ff.

[4] Hofmeister, Berichte der Königl. Sächs. Gesellschaft 1860 und Jahrb. für wiss. Botanik III, p. 94 ff.

[5] Wigand, Botan. Untersuchungen, Braunschweig 1854, p. 161 ff.

mung vollzogen wird; sie vertreten jedoch in dieser Beziehung zwei verschiedene Ansichten: Hofmeister[1]) verlegt die der Abwärtskrümmung fähige Region an die Stelle, „wo an der konvex gewordenen Kante der Wurzel der parenchymatische Verband der Zellen der Wurzelhaube mit den Zellen des bleibenden Theils der Wurzel endet", eine Stelle, welche bei Pisum 1,75 bis 3 mm (im Mittel 2,3 mm) von der Spitze, der Haube entfernt sei. Frank[2]), Müller[3]), Ciesielski[4]) dagegen behaupten, die Krümmung erfolge an der Stelle des stärksten Wachsthums, also innerhalb der Querzone, die sich soeben im Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit befindet. Die Angaben der Gegner kommen also darin überein, dass es nicht die ganze, wachsende Region der Wurzel, sondern nur eine bestimmte Querzone derselben ist, in welcher die Krümmung sich vollzieht; nur die Lage dieser Zone ist streitig.

Bevor ich auf eine ausführlichere Darlegung meiner Beobachtungen eingehe, will ich sogleich hier das Hauptresultat derselben mittheilen; es besteht darin, dass die Abwärtskrümmung sowohl in Luft, wie in Wasser und Erde vorwiegend von den zur Zeit im raschesten Wachsthum begriffenen Zonen vermittelt wird, dass jedoch die davor und dahinter liegenden sich nach Massgabe ihres Wachsthums und ihrer Lage zum Erdradius dabei betheiligen. Da ich erst weiter unten, wenn gewisse Vorfragen beantwortet sind, auf die Einzelheiten des Vorgangs zurückkomme, so mag hier einstweilen das eben Gesagte an einem Beispiel erläutert werden:

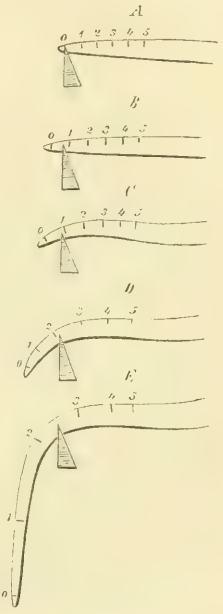


Fig. 58.

Fig. 58 stellt die verschiedenen Krümmungszustände einer, hinter der Glimmerwand in sehr lockerer Erde bei 19,7—20° C. wachsenden Wurzel von Faba dar. Die wachsende Region ist vom Vegetationspunkt aus in fünf Zonen von je 2 mm Länge eingetheilt; ein Papierindex zeigt mit seiner Spitze auf die Marke 0 der horizontal gelegten Wurzel (*A*); in *B* ist dieselbe Wurzel eine Stunde später anscheinend noch ganz gerade, aber bereits um etwa 1,6 mm verlängert, wie die Verschiebung der Marke 0 zeigt; in *C* erscheint die Wurzel nach zwei Stunden noch mehr verlängert und deutlich gekrümmt; die Krümmung hat jetzt, wie man sich mit Hilfe eines durch-

[1]) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botanik III, p. 98 und Botan. Zeitg. 1869, p. 33.
[2]) Frank, Beiträge, p. 35.
[3]) Müller, Bot. Zeitung 1869, p. 390.
[4]) Ciesielski l. c. p. 12.

sichtigen Glimmerplättchens mit eingeritzten Kreisen überzeugt, die Form eines Kreisbogens von circa 15 mm Radius oder ist doch von einem solchen nicht zu unterscheiden; hinter der Marke 5 liegt eine geringe Konkavität auf der Oberseite, die, wie ich später zeigen werde, durch den geringen Widerstand der lockeren Erde an der Spitze der Wurzel bewirkt wird. *D* zeigt uns dieselbe Wurzel 7 Stunden nach Beginn der horizontalen Lage *A*; jetzt sind bereits die Marken 1, 2 bei dem Index vorbeigewandert, die Wurzel also nun mehr als 4 mm gewachsen und die Partialzuwachse, auf der konvexen Seite gemessen, sind

Zone	Zuwachse in mm
V	0,4
IV	1,0
III	1,8
II	0,8
I	0,2
	Summe 4,2 mm.

Die Krümmung ist jetzt verstärkt, der Krümmungsradius der Konvexität, der bei *C* etwa 15 mm betrug, ist bei *D* nur circa 10 mm lang; auch jetzt noch gleicht sie ziemlich genau einem Kreisbogen, der alle wachsenden Theile bis Marke V umfasst, doch sind wahrscheinlich die Zonen II, III etwas stärker gekrümmt, als I, IV, V.

E ist das Bild der Wurzel nach 23 Stunden; die Krümmung hat jetzt zwei Veränderungen erfahren; sie ist erstens nicht mehr ein Kreisbogen, sondern zwischen den Marken 2 und 3 stärker als vorn und hinten; die Ursachen davon werde ich später nachweisen; zweitens aber ist der Krümmungsradius der konvexen Seite zwischen den Marken 2 und 3 jetzt noch kleiner als vorhin, circa 8 mm; in dem Zustand *D* war die Spitze der Wurzel unter ungefähr 45° gegen den Horizont gerichtet, jetzt in *E* ist sie schon senkrecht; man sieht, dass es vorwiegend, aber nicht allein die Krümmung und das Wachsthum der Zone III (zwischen 2 und 3) ist, durch welche die Zone II und I abwärts gerichtet worden sind. In Zone II ist nahe der Marke 2 noch eine merkliche Krümmung vorhanden, die gegen Marke 1 hin abnimmt, die Zone I ist kaum merklich gekrümmt. Nimmt man die Marke 3 zum Ausgangspunkt, so hat die Krümmung der Wurzel von dort bis zur Spitze nahezu die Form einer Parabel, deren Scheitel ungefähr bei 3 liegt, deren Achse die Vertikale dieses Punktes ist, was in Fig. 51 fast noch deutlicher hervortritt und bei jeder kräftig gewachsenen Wurzel, zumal in feuchter Erde, beobachtet werden kann. Weniger deutlich sind die hier dargestellten Erscheinungen an in Luft und in Wasser wachsenden Wurzeln zu beobachten, wie ich noch weiter zeigen werde.

Die Konstatirung der Thatsache, dass bei einer horizontal gelegten Wurzel alle wachsenden Zonen an der Abwärtskrümmung in der bereits an-

gegebenen und noch weiter zu diskutirenden Weise sich betheiligen, widerlegt nicht nur die Knight-Hofmeister'sche Theorie, sondern sie ist auch die Basis jeder weiteren Erforschung der geotropischen Wurzelkrümmung; vor allem wird es erst jetzt möglich, die Frage, um welche es sich wirklich handelt, klar zu stellen. Offenbar zeigt schon Fig. 51 und Fig. 58 *B*, *C*, *D*, dass die Abwärtsrichtung der Wurzelspitze ganz vorwiegend eine Wirkung der Krümmung ist, die sich in den weiter zurückliegenden Theilen vollzieht, wie auch die anderen Beobachter zugeben; hervorzuheben ist aber, dass Anfangs auch die davor und dahinter liegenden Zonen, sofern sie wachsen, sich an der Krümmung betheiligen; warum dies später nicht mehr oder in geringerem Grade der Fall ist, werde ich unten zu zeigen suchen. Die Frage, warum wendet sich die Spitze einer aus der vertikalen Lage abgelenkten Wurzel abwärts, verwandelt sich also in die bestimmtere Frage, warum krümmt sich überhaupt die ganze wachsende Region der Wurzel in einer vertikalen Ebene, wenn sie aus ihrer normalen Lage gebracht wird, so dass die Oberseite konvex wird, oder was ganz dasselbe bedeutet, warum wächst die Oberseite in diesem Fall rascher als die Unterseite, und warum verändert sich die Krümmung von Zone zu Zone; dass bei diesem Vorgang die Wurzelspitze abwärts gerichtet wird, ist eine nothwendige Folge, und für die Biologie der Pflanze die Hauptsache, für die Lösung des Problems aber eigentlich Nebensache. — Frank legte den Schwerpunkt seiner Untersuchung in den Nachweis der Thatsache, dass die Abwärtskrümmung der Wurzelspitze eine Folge des von der Schwere affizirten Längenwachsthums sei[1]); er bleibt aber wie auch Müller und Ciesielski den Beweis für die Behauptung schuldig, warum nur gewisse wachsende Theile der Wurzel, und nicht alle, an der Krümmung sich betheiligen; denn diesen Beweis mussten diejenigen liefern, welche behaupteten, dass nur die Zone des stärksten Zuwachses die Krümmung erfährt; der Beweis wurde aber nicht geliefert, weil man 1. diese Frage sich gar nicht stellte, und 2. weil es unmöglich ist, ihn zu liefern, da ja thatsächlich alle wachsenden Zonen der Wurzel, nach Massgabe der Umstände sich an der Krümmung betheiligen.

Dass diese Betheiligung aller wachsenden Zonen an der geotropischen

[1]) Frank, Beiträge p. 34 ff. Dieser Nachweis war in der von Frank gegebenen Form kein Beweis gegen die Knight-Hofmeister'sche Theorie, die ja die Vermittelung der Abwärtskrümmung durch Wachsthum gar nicht leugnete, sondern zu erklären suchte, wie die Gravitation das Wachsthum beeinflusst; sie nahm nach meiner Auffassung an, dieser Einfluss werde durch das Gewicht ausgeübt, welches die Wurzelspitze vor der gekrümmten Stelle besitzt und welches durch Zerrung an dieser Stelle das Wachsthum beeinflusst; dagegen ist der von Frank gegebene Nachweis, dass eine auf fester Unterlage horizontal liegende Wurzel auf der Oberseite konvex wird, eine Widerlegung jener Theorie, doch hat Frank diese Erscheinung nicht genau genug studirt.

Krümmung der Wurzeln übersehen werden konnte, dürfte vorwiegend auf folgenden Ursachen beruhen.

a) Die Beobachter haben die Abwärtskrümmung an in feuchter Luft wachsenden Wurzeln studirt, wo dieselbe auch bei wiederholter Benetzung oft Abnormitäten zeigt und in der Zeit sehr veränderlich ist (vergl. unten).

b) Sie haben gewöhnlich, um recht starke Krümmungen zu bekommen, die Wurzeln nicht horizontal, sondern schief aufgerichtet weiter wachsen lassen; nun leuchtet aber ein, dass die Schwere, wenn sie die Krümmung überhaupt bewirkt, dies am deutlichsten thun wird, wenn ihre Richtung die Wurzelachse rechtwinklig schneidet; bei schiefem Winkel beider treten sofort Erscheinungen ein, welche den Vorgang komplizirter machen (vergl. § 28). Daher halte ich für das eigentliche Grundphänomen, welches die Beobachtung zu studiren hat, die erste merklich werdende Krümmung einer horizontal gelegten Wurzel; denn nur während dieser Zeit liegen alle wachsende Zonen beinahe rechtwinklig zur Richtung der Schwere; ist die Krümmung weiter fortgeschritten, so hören die hinteren Theile zu wachsen und daher sich zu krümmen auf, die vorderen sind nicht mehr rechtwinklig zur Richtung der Schwere und werden daher weniger von dieser affizirt, daher wird ihre Krümmung um so schwächer, je mehr sie sich der vertikalen Lage nähern. Die Erscheinung ist also später eine komplizirtere als anfangs.

c) Die zuerst auftretende Krümmung ist sehr flach und offenbar von den Beobachtern, wenn auch gesehen, doch nicht weiter in Betracht gezogen worden. Später aber, wenn die Krümmung sich verstärkt, geschieht dies vorwiegend an einer älteren noch kräftig wachsenden Stelle; hier bildet sich eine Art Knie mit stärkster Krümmung; daneben erscheint dann leicht die flachere Krümmung vor und hinter dem Knie als Nebenachse, ja es ist oft sogar schwer, zu sehen ob diese Stellen wirklich gekrümmt sind, denn ein Kreisbogen von 10—25° bei einem Krümmungsradius von 12 bis 20 mm erscheint nur wenig gekrümmt und kann leicht für eine gerade Linie gehalten werden, wenn man nicht durch Anlegung eines Lineals oder einer Glimmerplatte mit eingeritzten Kreisen (Fig. 51) die wahre Form der vor und hinter dem Knie liegenden Wurzeltheile zu bestimmen sucht.

d) Wäre die Annahme, dass es nur eine bestimmte Querzone der Wurzel sei, die sich geotropisch krümmt, während die übrigen wachsenden Theile gerade bleiben, richtig, so müsste die Form einer gekrümmten Wurzel eine auffallend andere sein, als sie wirklich ist; dann müsste, wie leicht ersichtlich, vom ersten Beginn der Erscheinung an, die wachsende Region gewissermassen gebrochen erscheinen, ein immer schärfer werdendes Knie müsste vorn und hinten von ganz geraden Stücken begrenzt sein; statt dessen verläuft die Krümmung anfangs ganz gleichförmig über die ganze wachsende Strecke und später geht die stärkste Krümmung nach vorn und hinten allmählich in immer schwächere Krümmungen über, so dass man die

Stelle, wo sie aufhört, in die gerade Linie überzugehen, nicht bestimmt angeben kann.

Nach allem hier Gesagten ist der Ausdruck, die Wurzel krümmt sich an dieser oder jener Stelle, welche so und so weit von der Spitze entfernt ist, eigentlich unrichtig, es kann nur gesagt werden, wo ungefähr die stärkste Krümmung liegt.

§ 26. Verschiedenheit der Krümmung in Luft, Wasser, Sand, Erde. Da die in § 11 und 12 beschriebenen Erscheinungen als Fehlerquellen auftreten können, wenn es darauf ankommt, das Verhalten horizontal oder schief gelegter Wurzeln zu studiren, so wurde bei allen meinen Versuchen immer darauf geachtet, dass die bilateralen Keimpflanzen mit einer Flanke abwärts, mit der anderen aufwärts zu liegen kamen, weil in dieser Lage die Nutation des hypokotylen Gliedes und des oberen Wurzeltheils die Wurzelspitze nicht aus ihrer horizontalen Lage bringt, und anderseits wurde darauf gesehen, dass die nicht in Erde wachsenden Wurzeln entweder ganz in Wasser oder ganz in Luft sich befanden, da, wie ich zeigte, einseitige Benetzung der Wurzeln Krümmungen konvex auf der nassen Seite innerhalb der wachsenden Region und weiter rückwärts erzeugt.

Wo im Folgenden Krümmungsradien genannt sind, da gelten sie für die Wachsthumsachse der Wurzel, wenn es nicht anders bemerkt ist.

Hofmeister[1]) hat darauf hingewiesen, dass in feuchter Luft wachsende Wurzeln sich bei der Abwärtskrümmung anders als die in Erde verhalten, indem ihre Krümmung einen viel flacheren Bogen beschreibt. Meine sehr zahlreichen Versuche führen zu folgenden Ergebnissen:

a) Die Verschiedenheit der Verhaltens der von der Vertikale abgelenkten Wurzeln richtet sich wesentlich darnach, ob das sie umgebende Medium den Bewegungen der Wurzelspitze einen erheblichen Widerstand entgegensetzt oder nicht; ob also das Medium einerseits Wasser oder Luft, oder ob es anderseits Sand, Erde oder Quecksilber ist: die Form der Krümmung und ihre nachträgliche Veränderung ist dieselbe, ob die Wurzel in Wasser oder feuchter Luft wächst, sie ist nahezu dieselbe, ob sie in lockerem Sand, lockerer Erde oder in Quecksilber sich vollzieht. Ich will jedoch das Verhalten in Quecksilber einstweilen von der Betrachtung ausschliessen und nur den Gegensatz von Luft und Wasser einer-, von Sand und Erde anderseits betrachten.

b) Die Form der Krümmung ist bei den in Luft oder Wasser ebenso wie bei den in Sand oder Erde wachsenden horizontal gelegten oder schief aufgerichteten Wurzeln von Faba, Pisum, Phaseolus, Aesculus anfangs, d. h. nach 4—6 Stunden (bei 18—20° C.) die eines Kreisbogens, der die ganze während dieser Zeit merklich wachsende Region umfasst; die Krümmung

[1]) Hofmeister, Botan. Zeitung 1869, p. 92.

steigert sich in den ersten Stunden vom kaum merklichen flachen Bogen bis zu einem gewissen Grade, indem der Krümmungsradius immer kleiner wird, man bemerkt, dass diese Zunahme der Krümmung an der Stelle des stärksten Wachsthums am bedeutendsten ist, dass der Kreisbogen in eine mehr parabolische Form übergeht, deren Scheitel in der Gegend des stärksten Wachsthums liegt.

c) Mit dem Eintreten der parabelähnlichen Form macht sich gewöhnlich auch ein Unterschied geltend, je nachdem die Wurzeln in Luft, Wasser oder in Sand, Erde wachsen.

Bei den ersten nämlich erscheint häufig der am stärksten gekrümmte Theil wie ein scharfes Knie, vor und hinter welchem die Krümmung plötzlich flacher wird, wie z. B. in Fig. 59 *B*, wo die Wurzel schief aufgerichtet war, dasselbe geschieht aber auch bei horizontal gelegten Wurzeln. Bei den in Sand oder Erde wachsenden Wurzeln dagegen ist der Uebergang

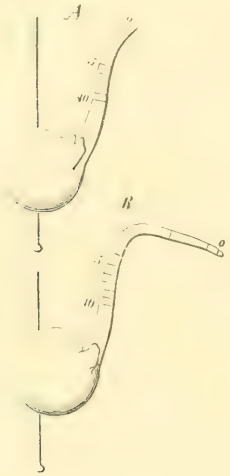


Fig. 59.
Pisum sativum in feuchter Luft.

Fig. 60.
Vicia Faba in feuchter Luft, nach 24 Stunden.

von der stärksten Krümmung zu den schwächeren davor und dahinter ein sehr allmählicher (Fig. 58, Fig. 51), der Bogen ein mehr gleichmässig geschwungener.

d) Bei noch weiter fortgesetztem Wachsthum, d. h. nach 15—20 Stunden findet man mit Hilfe der auf Glimmerplättchen eingeritzten Kreise, dass sich die Krümmung der Wurzel in Erde und Sand nicht geändert hat, d. h. die nach 6—8 Stunden (Fig. 51, Fig. 58) gekrümmten Theile behalten ihre Form, nur die vordersten Zonen können noch Veränderungen erfahren. Anders bei Wurzeln in Luft und Wasser; hier können zwei verschiedene Aenderungen eintreten; entweder die vorhandene stärkste knie-

förmige Krümmung bleibt erhalten und das vordere Stück, welches sich jetzt rasch verlängert, wächst mit sehr geringer Krümmung oder fast gerade fort (Fig. 51 *B*, Fig. 58 *A*); oder aber die knieförmige Krümmung gleicht sich mehr und mehr aus, an ihrer Stelle entsteht ein flacher Bogen (Fig. 60 *B*).

An diesen Aenderungen ist zweierlei von Interesse: erstens dass der kräftig fortwachsende vordere Theil der Wurzel oft keine weitere Krümmung durch die Gravitation erfährt, obgleich er mit dem Erdradius einen Winkel bildet, der auch ein rechter sein kann; zumal schief abwärts gerichtete Wurzeln, die mit der Vertikale einen Winkel von 20—30° bilden, wachsen oft tagelang gerade fort, auch in Wasser, ohne je die vertikale Richtung zu gewinnen; diese Unempfindlichkeit für die Wirkung der Schwere ist um so auffallender, als Wurzeln, welche frisch aus dem Keimlager genommen und in Luft oder Wasser schief oder horizontal gelegt werden, sich in den ersten Stunden normal krümmen (siehe sub a). Ich bin nicht im Stande, eine Ursache dieses Verhaltens anzugeben. Zweitens ist von Interesse, dass sich die anfängliche Krümmung der Wurzel in Luft und Wasser oft stark abflacht, zuweilen fast gerade wird. Dies zeigt, dass die Zellen der Unterseite, welche anfangs langsamer wuchsen als die der Oberseite, nachträglich von Neuem stärker wachsen und so die Krümmung ausgleichen. Das Streben, nachträglich, wenn die Krümmung schon entstanden ist, auf der konkaven Unterseite stärker zu wachsen, ist zuweilen auch bei Wurzeln in lockerer Erde zu bemerken; nimmt man sie nämlich nach 24 oder 48 Stunden aus der Erde heraus, so vergrössert sich plötzlich der Winkel, den das senkrechte junge fast gerade Stück (Fig. 58 *E*) mit dem alten horizontalen bildet. Dies beweist, dass die untere Partie der Wurzel sich gegen die Erde gestemmt hatte, indem sie gehindert wurde ihre Krümmung abzuflachen. Doch kommt diese Erscheinung selten vor, wohl in Folge der geringen und sehr unvollkommenen Elasticität der Wurzel, die es bedingt, dass der ihr durch den Widerstand des Bodens aufgezwungene Zustand leicht ein dauernder wird.

e) Die Frage, ob der Krümmungsradius gleichdicker Wurzeln in Luft und Wasser einer-, in festen Medien anderseits bei gleicher Aufstellung der Keimpflanzen und gleicher Wachsthumsgeschwindigkeit der gleiche sei, lässt sich schwer entscheiden, da gleichartige Wurzeln auch in demselben Medium sich verschieden stark krümmen; zudem hätte die Beantwortung jener Frage auch nur für die ersten Stunden der Krümmung einen strengeren Sinn, da die Krümmung später in Luft und Wasser sich verflacht; dem entsprechend zeigen denn auch sehr zahlreiche Messungen, die ich nach 20—30 Stunden vornahm, dass die Krümmung in Luft immer viel flacher war als in Erde oder Sand. Die Messung in den ersten Stunden jedoch, die viel wichtiger wäre, ist schwierig, da der Krümmungsradius eines Bogens von etwa 20—30° an einem so dicken Körper, wie es die Wurzel

ist, nicht leicht mit Sicherheit bestimmt werden kann, wenn sie nicht fest in Erde liegt.

Doch lässt sich so viel mit Bestimmtheit angeben, dass in feuchter Luft oder in Wasser die Krümmung sehr oft sehr flach ist, so flach wie sie bei den in Erde und Sand gewachsenen Wurzeln niemals vorkommt. So zeigt z. B. Fig. 61 die Wurzeln zweier sehr gleichartiger Keimpflanzen von Faba, 15 Stunden nachdem sie horizontal gelegt worden; bei *A* in feuchter Luft ist die Krümmung sehr flach, bei *B* in Sand so stark, wie sie sonst auch in lockerer Erde gewöhnlich vorkommt. Bei demselben Versuch waren noch jederseits zwei andere, paarweis gleiche Wurzeln verwendet worden, die den Unterschied in gleicher Stärke und in gleichem Sinne zeigten. Zu beachten ist bei dieser Verschiedenheit, dass sie weder mit der Grösse des gesammten Zuwachses noch mit der Vertheilung der Partialzuwachse zusammenhängt. Nur beispielsweise will ich aus vielen anderen Messungen, welche dasselbe ergeben, die Zuwachse der beiden in Fig. 61 abgebildeten Wurzeln hier mittheilen:

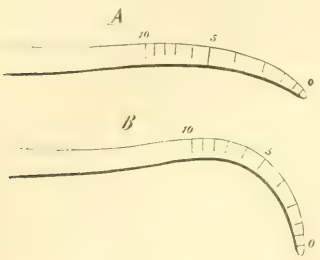


Fig. 61.
Vicia Faba 15 Stunden nach der Horizontallegung; *A* in feuchter Luft, *B* in feuchtem Sand.

	Partialzuwachse in Millimeter auf der konvexen Seite gemessen.	
Zone	*A* in feuchter Luft	*B* in feuchtem Sand
X	0,0	0,2
IX	0,2	0,5
VIII	0,3	0,5
VII	1,5	1,5
VI	1,6	1,6
V	2,0	2,5
IV	3,0	2,4
III	2,0	1,5
II	1,2	1,5
I	0,0	0,5
Gesammtzuwachs	11,7	12,7

Der Krümmungsradius der konvexen Seite des aus den Zonen IV, V, VI, VII bestehenden Stückes beträgt bei *B* nahebei 10 mm, bei *A* circa 40 mm; beide Wurzeln waren in der Zone V ungefähr 2 mm dick.

Die Differenz des Längenwachsthums der Ober- und Unterseite, als deren Ausdruck die Krümmung erscheint, war also, wie man auch ohne Berechnung sofort sieht, bei *A* sehr unbedeutend, bei *B* aber recht beträcht-

lich; die Ursache dieser Verschiedenheit wird sich zum Theil aus § 28 ergeben.

§ 27. Verhalten der Abwärtskrümmung bei Widerstand leistender Unterlage. a) Wurzel auf horizontaler Glasplatte[1]). In der Nähe des Randes einer kreisrunden Glasscheibe (Fig. 62 *g*) befestige ich mit Siegellack eine Leiste von Kork (*k*), in welcher mit Nadeln Keimpflanzen so angesteckt werden, dass die 3—5 cm lange Wurzel der Scheibe wenigstens mit ihrem vorderen 1—2 cm langen Theil dicht anliegt. Diese Vorrichtung wird in eine grosse Krystallisirschale *s s* von Glas gelegt. Kommt es darauf an, die Wurzel in feuchter Luft zu beobachten, so wird die Krystallisirschale vorher innen nur benetzt, sodass die Glasplatte trocken bleibt; soll die Wurzel in Wasser liegen, so giesst man (wie in Fig. 62 *n n*) soviel davon ein, dass es die Wurzel bedeckt, die Kotyledonen aber von

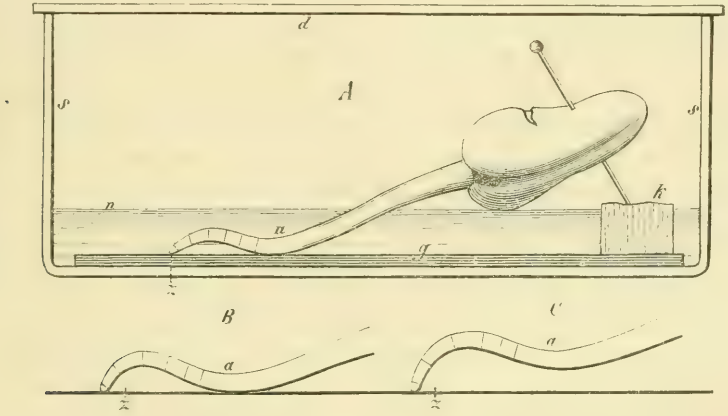


Fig. 62.

Geotropische Krümmung einer Wurzel von Faba auf fester Unterlage in verschiedenen Entwickelungsstadien *A*, *B*, *C*; *z* überall die Stelle der Glasplatte, auf welcher anfangs die Spitze der Wurzel lag.

Luft umgeben bleiben. Ein gut schliessender Glasdeckel oder eine niedrige Glasglocke wird nun aufgesetzt, um die Luft über den Keimpflanzen feucht zu halten. Gewöhnlich wurden 5—6 Keimpflanzen gleichzeitig neben einander auf dem Kork (*k*) befestigt.

Beobachtet man nun in kurzen Zeiträumen, z. B. anfangs von 10—10 Minuten, später von Stunde zu Stunde, so bemerkt man, wie schon Frank l. c. angegeben hat, dass die wachsende Region der Wurzel sich in einem nach oben konvexen Bogen von der festen Platte abhebt; wobei einerseits die Spitze (Fig. 62 *z*) andererseits die hinter der wachsenden Region liegende

[1]) Vergl. Frank, Botan. Zeitung 1868, p. 579 und Hofmeister, Botan. Zeitung 1869, p. 92.

Stelle der Wurzel (*a*) der Platte dicht anliegt; 2—3 Stunden nach Beginn des Versuchs ist die Höhe der Konkavität der Unterseite der Wurzel sehr gering; man kann zwischen ihr und Glasplatte eben durchsehen, und man bemerkt an der Markirung, dass die am stärksten wachsende Zone der Wurzel die höchste Stelle des flachen Kreisbogens einnimmt, den die wachsende Region bildet.

Später wird die Krümmung beträchtlicher, indem alle Querzonen dieser Region sich verlängern, der Bogen umfasst eine grössere Zahl von Graden und seine Höhe über der Glasplatte erreicht 3—4 mm (bei Faba). Nach 15—20 Stunden hat sich das Bild jedoch geändert; der Raum zwischen der höchsten Stelle der Konkavität und der Unterlage ist nicht nur höher (5—6 mm) geworden, sondern auch die Form der markirten Region hat sich geändert; lag anfangs der höchste Punkt der noch kreisbogenförmigen Krümmung z. B. in der dritten ursprünglich 2 mm langen Zone, so liegt er jetzt am vorderen Theil der zweiten Zone, später sogar in der verlängerten ersten Zone: dabei ist die ganze gekrümmte Region nicht mehr ein Kreisbogen, sondern ungefähr parabolisch: die stärkste Krümmung liegt in den erst später stark gewachsenen vorderen Zonen, von wo aus sie sich hinten abflacht.

Indem bei diesen Vorgängen die Wurzelspitze sich auf die feste Platte aufstemmt, und die über der Spitze liegenden Theile sich verlängern, werden diese immer höher über das Niveau der Platte emporgehoben, dadurch steigert sich zunächst die auf der Oberseite konkave Einkrümmung hinter der entgegengesetzten geotropischen Konvexität (Fig. 62 *B*), endlich genügt auch diese nicht mehr und ein langer Theil oder die ganze ältere Wurzelregion erhebt sich über die Platte (Fig. 62 *C*). Je nach der Steifheit der Wurzel kann dies früher oder später eintreten. Der Vorgang beruht wie leicht ersichtlich auf der grösseren Biegsamkeit der älteren Wurzeltheile; die sehr unvollkommene Elasticität derselben bewirkt, dass wenn man eine wie Fig. 62 *B* gehobene Wurzel ganz von den Platte abhebt, sie ihre Form fast genau behält.

Diese Erscheinungen treten in feuchter Luft wie in Wasser ein; warum die Krümmung sich ändert, soll in einem späteren Abschnitt untersucht werden (§ 28).

Indem jedoch die älteren Wurzeltheile gehoben werden, drücken sie vermöge ihrer Elasticität auf die vordere jetzt allein noch wachsende Region; befindet sich diese in Wasser, so besteht der Effekt meist nur darin, dass die Krümmung aller Theile wieder flacher wird, die Wurzelspitze aus ihrer fast senkrechten in eine nach vorn zielende schiefe Lage übergeht. Ist die Wurzel dagegen von feuchter Luft umgeben, also schlaff (§ 10), so bewirkt der Gegendruck der hinteren Region, dass die vordere wachsende, abwärts gerichtete und stärker erschlaffte Stelle Verbiegungen erleidet, welche die mannigfaltigsten Formen annehmen können.

b) Um Wurzeln in ihrem Verhalten gegen widerstehende festere Erde zu beobachten, wurde die auch sonst benutzte gesiebte schwarze Gartenerde in den Kästen mit der Hand festgedrückt, so dass eine glatte Oberfläche entstand, auf diese wurden die Keimpflanzen dicht hinter der schiefen Glaswand horizontal auf die rechte oder linke Flanke gelegt und nun die Kotyledonen sowie der hintere Wurzeltheil mit einer dicken Lage lockerer Erde zugedeckt; nur die wachsende Region lag frei auf der festen Erde. Die nun auftretenden Erscheinungen waren ganz dieselben, wie auf der Glasplatte: die Wurzelspitze stellte sich beinahe rechtwinkelig auf die feste Erde, wobei der hintere Wurzeltheil sammt der Last der auf ihm liegenden lockeren Erde emporgehoben wurde; war die unterliegende Erde sehr fest, so drang die Wurzelspitze nicht ein, war sie etwas lockerer, so wurde sie durch die Elasticität der hinteren Theile in die Erde hineingedrückt. — Wurde der Versuch ganz in derselben Weise eingerichtet, nur mit dem Unterschied, dass die ganze auf festerer Erde liegende Wurzel auch vorn mit lockerer Erde bedeckt war, so hob sich die wie auf einer Glasplatte sich krümmende Region derart, dass unter ihr eine Höhlung zwischen der Konkavität der Wurzel und der festen Erdschicht entstand; da aber in diesem Fall auf der wachsenden Region selbst eine Last von Erde ruhte, so hatte die sich abwärts wendende Spitze der Wurzel von vornherein einen Rückhalt und konnte so leichter, als vorhin, in die unterliegende festere Erde eindringen. Die ganze wachsende Region beschreibt in diesem Falle bei Faba oft einen schönen Kreisbogen von 10—15 mm Radius und 90° Bogenlänge. — Auch wenn die Wurzel in ganz lockerer Erde liegt, macht sich der Widerstand derselben gegen die sich krümmende Spitze darin geltend, dass man hinter der aufwärts konvexen wachsenden Region eine kleine Konkavität wahrnimmt, wie in Fig. 51 und 58 *C* hinter der Marke 5.

c) Hebung eines Gewichts durch die Abwärtskrümmung. Bei der Beurtheilung des bekannten Johnson'schen Versuches[1]) handelt es sich offenbar um dieselben Gesichtspunkte, wie bei dem Verhalten einer Wurzel auf einer festen oder doch widerstandsfähigen Unterlage, nur dass es dabei möglich wird, die Kraft bis zu einem gewissen Grade, wenn auch keineswegs genau (§ 20) zu messen, welche die Wurzelspitze bei ihrer Abwärtskrümmung geltend zu machen im Stande ist.

Zur Anstellung dieses Versuchs fand ich folgendes Verfahren zweckmässig: auf einer grossen Korkscheibe ist ein senkrechter Ständer mit einer sehr leicht beweglichen Rolle befestigt, über welche ein Kokonfaden geführt ist; an die beiden herabhängenden Enden desselben sind Wachsstückchen von etwa 1 Gramm Gewicht befestigt. Das eine Wachsstück wird zu einem

[1]) Henry Johnson, Referat über seinen Versuch in Linnaea V, 1830, p. 148. — Hofmeister, Botan. Zeitung 1868, p. 273. — Frank, ebenda p. 597. — Müller, Botan. Zeitung 1871, p. 720.

kleinen löffelartigen Schälchen mit einer nach aussen mündenden Rinne (ungefähr von der Form einer antiken Handlampe) umgeformt, mit einem aufrechten Fortsatz zur Befestigung am Faden. In die Höhlung dieses Löffels wird ein Tropfen Wasser gebracht und nun das Gleichgewicht desselben mit dem anderen Wachsstück hergestellt; ist dies geschehen, so steckt man in den Kork, der das Ganze trägt, eine Nadel, an welcher eine Keimpflanze von Faba so aufgespiesst ist, dass sie auf der Seite liegt. Die etwa 2 cm lange Wurzel wird nun in die Rinne des Löffels mit der Spitze so eingelegt, dass sie dem Wachs mit der Unterseite dicht anliegt und dabei von der kleinen Flüssigkeitsmenge benetzt ist. Auf das Wachsstückchen am anderen Ende des Fadens legt man nun einen Reiter aus dickem Stanniol, der vorher abgewogen worden ist; das Gewicht des Reiters sucht natürlich die Wurzelspitze aufwärts zu krümmen. Die Ränder des Löffels halten die Wurzel seitlich fest, die Spitze stemmt sich in den Hintergrund der Höhlung desselben; so ist ein Ausgleiten der Wurzel nicht zu fürchten, die übrigens ganz unbeschädigt bleibt und indem sie sich abwärts krümmt, sich doch immer in die Vertiefung des Wachslöffels hineinstemmt. Die ganze Vorrichtung steht in einer grossen mit Sand gefüllten Schale, über welche eine geräumige Glasglocke gestülpt wird.

Die auf diese Art angestellten Versuche mit kräftigen Hauptwurzeln von Faba zeigten nun, dass die Wurzelspitze sich ganz in der Weise wie sonst in feuchter Luft abwärts krümmt, wenn das Gewicht am anderen Ende des Fadens weniger als 1 Gramm beträgt; der ältere Wurzeltheil ausserhalb des Löffels erleidet dabei keine erhebliche Krümmung und die wachsende Region krümmt sich wie sonst, so dass die Wurzelspitze sich mehr und mehr abwärts richtet und indem sie dies thut und sich verlängert, wird das Gewicht am anderen Fadenende entsprechend gehoben. Der Versuch kann 2—3 Tage fortgeführt werden, wenn man die Wurzel ab und zu mit einer Spritzflasche benetzt, wobei darauf zu achten ist, dass der Löffel nicht mit Wassertropfen beschwert wird. Wiederholt wurde bei der Krümmung ein Gewicht von beinahe einem Gramm gehoben, ohne dass auch nur eine Abnormität an der Krümmung wahrzunehmen war. Dickere Wurzeln würden natürlich mehr, dünnere weniger leisten; denn der Erfolg hängt offenbar nur von der Biegsamkeit ab, so lang die Kraft, welche ich in § 20 als äussere Arbeit des Wachsens bezeichnet habe, hinreicht das Gewicht zu heben; diese Kraft aber kann eben wegen der Biegsamkeit nicht vollständig gemessen werden.

d) Krümmung auf Quecksilber[1]). Die unten cit. Arbeiten

[1]) Vergl. Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botan. III, p. 105, wo auch die ältere Lit. cit. ist. — Frank, Beiträge p. 26. — Frank, Botan. Zeitung 1868, p. 593. — Hofmeister, ebenda p. 267. — Müller, Bot. Zeitg. 1870, p. 804. — Speschneff. ebenda p. 65 ff.

von Frank, Müller, Speschneff haben bereits gezeigt, dass Wurzeln von genügender Dicke d. h. Biegungsfestigkeit ihre Abwärtskrümmung auch dann vollziehen, wenn sie horizontal auf oder in Quecksilber liegen oder schief auf dessen Oberfläche stehen. Es kommt mir hier weniger darauf an, die Richtigkeit dieser Angaben zu bestätigen, als vielmehr die Reihe der Erscheinungen, welche Wurzeln bei Widerstand gegen ihre Abwärtskrümmung zeigen, zu vervollständigen.

Zur Beobachtung an grösseren Keimpflanzen wie Faba, Phaseolus, Pisum, Quercus, Zea verwende ich den Apparat Fig. 63; in ein Glasgefäss von 6—8 cm Durchmesser wird reines Quecksilber bis zu 2—3 cm Höhe eingefüllt, nachdem an einer Stelle der Seitenwand ein Stück Kork (*k*) mit Siegellack befestigt worden ist, noch zweckmässiger ist es, das mit einem Spalt versehene Korkstück auf der Glaswand gewissermassen reiten zu lassen. Eine Keimpflanze wird nun in der Weise, wie es die Figur zeigt an den Kork so angespiesst, dass die Wurzel mit ihrem vorderen Theil dem Queck-

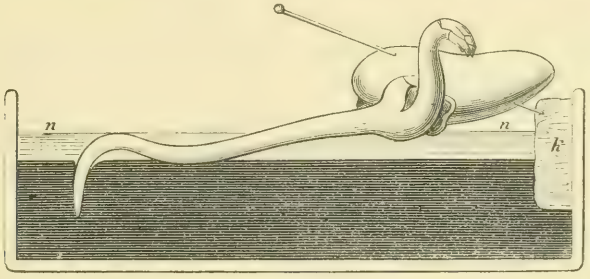


Fig. 63.

Wurzel von Faba in Quecksilber eindringend: *k* Kork; *nn* Wasserschicht.

silber horizontal aufliegt, während die Kotyledonen (überhaupt der Same) etwas höher zu liegen kommt. Auf das Quecksilber giesst man eine 5—6 mm hohe Wasserschicht, welche die Wurzel vollständig bedeckt. Durch Ueberdecken einer Glasplatte oder Glocke wird der Raum um den Samen feucht erhalten.

Schon nach wenigen Stunden bemerkt man an der hohlen Vertiefung, welche das Quecksilber an der Wurzelspitze annimmt, dass diese in das Quecksilber einzudringen sucht; nach 15—20 Stunden findet man bei Faba Pisum, Phaseolus, Quercus eine starke Krümmung, vermöge welcher die Wurzelspitze senkrecht abwärts gerichtet worden ist; sie wächst nun senkrecht in das flüssige Metall hinab; eine nach oben konkave Stelle hinter der wachsenden nach oben konvexen Region zeigt, wie bei den auf einer Glasplatte sich krümmenden Wurzeln an, dass hier die Wurzel durch den Gegendruck des Quecksilbers, der die Spitze nach oben zu stossen sucht, sich biegt; nicht selten sieht man, zumal bei beginnender Krümmung, dass

die Konkavität der gekrümmten Stelle das Quecksilber nicht berührt (wie auch in Fig. 62 *C*), ebenfalls eine Folge des Widerstandes, den die abwärts gerichtete Spitze an dem aufwärts gerichteten hydrostatischen Gegendruck des Quecksilbers findet. Wäre die Wurzel viel dünner und biegsamer, so würde ihre Elasticität nicht hinreichen, die sich krümmende Wurzel in das Metall hineinzudrücken, die Spitze würde nicht, oder nur zu geringer Tiefe eindringen, während der hinter der Krümmung liegende ältere Theil sich von dem Quecksilberniveau abhöbe, der Vorgang würde also ähnlich verlaufen wie bei dicken wenig biegsamen Wurzeln, die sich auf eine Glastafel stemmen. So ist es in der That bei dünnen, sehr biegsamen Wurzeln, wie denen von Zea Mais, Polygonum Fagopyrum, Triticum. Sie kriechen auf dem Quecksilber hin, ohne ihre Spitze tief einsenken zu können, weil diese an dem allzubiegsamen älteren Wurzeltheil keinen Rückhalt findet. So wie es bei dicken Wurzeln auf Glasplatten oft geschieht, flacht sich nun die Krümmung der aufgestemmten Wurzel nachträglich ab, die Spitze bekommt eine sehr schiefe Lage zum Niveau und gleitet, von dem Wachsthum der hinter ihr liegenden Zonen gestossen, auf diesem hin. Aus der mit dem zunehmenden Alter der Querzonen sich ändernden Biegsamkeit und Elasticität in Verbindung mit den eben angedeuteten Verhältnissen, erklärt sich auch leicht die auf- und absteigende Wellenlinie, welche die auf Quecksilber hingleitenden dünnen Wurzeln gleich den dicken auf Glasplatten oft bilden.

Zur Beobachtung dieser Erscheinungen an dünnen Wurzeln kleiner Samen, wie der letztgenannten und derer von Lepidium, Sinapis u. dgl. benutze ich folgende Vorrichtung: auf das Quecksilbergefäss (wie Fig. 63), das oben bis zum Rand mit Wasser gefüllt ist, stelle ich ein etwas grösseres aus einem Zinkreifen und Tüll konstruirtes Sieb, das mit kleinen feuchten Torfstückchen gefüllt ist; die Samen werden in die untere Torfschicht (die nur 2 cm hoch ist) gebracht. Sobald sie keimen, treten die Wurzeln durch die Tüllmaschen in das Wasser und treffen später das Quecksilber. Die Wasserschicht zwischen Tüll und Quecksilber darf nicht dicker als 15 —20 mm sein, weil sonst die Wurzeln vor dem Auftreten schon zu langsam wachsen würden. Um nun in dieser etwas zu dünnen Schicht die Wurzeln besser sehen zu können, setzt man das Ganze in einen grossen Glascylinder, und füllt Wasser bis zum Rande des Siebes in diesem nach.

§ 28. Die Form der geotropischen Krümmung der Hauptwurzel[1]). So lange die Richtung der Wachsthumsachse mit der des Erdradius zusammenfällt, wächst die Wurzel geradeaus, d. h. sie verlängert sich auf allen Seiten der Achse gleichstark; nur wenn die Letztere mit der Richtung der Erdschwere einen Winkel bildet, wird ein ungleich rasches Wachsthum

[1]) Inwiefern die nicht senkrecht wachsenden Nebenwurzeln sich anders verhalten als die Hauptwurzeln, werde ich später zeigen.

derart bewirkt, dass die Oberseite sich rascher verlängert als die Unterseite, wodurch die geotropische Krümmung hervorgerufen wird.

Aus einer sorgfältigen Betrachtung der verschiedenen Formen, welche geotropisch gekrümmte Wurzeln gleicher Art unter verschiedenen Umständen (vergl. § 27) annehmen, lassen sich nun folgende Sätze ableiten:

1. Querzonen verschiedenen Alters einer Wurzel erfahren während derselben Zeit verschiedene Krümmungen, wenn sie mit der Vertikalen gleiche Winkel bilden und zwar krümmen sie sich um so stärker, je rascher sie wachsen.

2. Querzonen von gleicher Entwickelungsphase erfahren verschiedene Krümmungen während derselben Zeit, wenn sie mit der Vertikalen verschiedene Winkel bilden und zwar so, dass die Krümmung um so stärker ausfällt, je mehr sich dieser Winkel, den ich allgemein den Ablenkungswinkel nennen will, einem Rechten nähert; ist also der Ablenkungswinkel ein Rechter, so tritt das Maximum der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite, also die stärkste Krümmung ein.

3. Aus jedem dieser beiden Sätze folgt, wie auch die Beobachtung zeigt, dass die Krümmung der ganzen wachsenden Region einer Wurzel nicht die Form eines Kreisbogens haben kann, sondern dass von einer Stelle der stärksten Krümmung (mit kleinstem Krümmungsradius) ausgehend, eine zunehmende Abflachung nach beiden Seiten hin stattfindet, indem die Krümmungsradien von jener Stelle ausgehend nach vorn und hinten fortschreitend immer grösser werden, bis die Krümmung in der Nähe der Spitze sowohl wie am hinteren Ende der wachsenden Region allmählich ganz aufhört.

Die Ableitung dieser Sätze aus der Form verschieden gekrümmter Wurzeln würde eine etwas weitläufige werden; ich ziehe daher zum Zweck einer kürzeren Darstellung den umgekehrten Weg vor, sie einstweilen als gegeben zu betrachten und aus ihnen die verschiedenen Formen der Krümmung abzuleiten.

Sei Fig. 64 eine horizontal in feuchter Luft oder in Wasser aufgestellte, hinten befestigte Wurzel, deren wachsende Region in drei anfangs gleichlange Querzonen I, II, III eingetheilt worden ist, während IV den angrenzenden Theil der vollständig ausgewachsenen Region, und andererseits r den von der Wurzelhaube umschlossenen Vegetationspunkt bedeutet. — In dem nach einigen (2—3) Stunden erreichten Krümmungszustand A ist der Zuwachs der drei Zonen noch nicht sehr verschieden, der von II ist nur wenig grösser als der von I und III; daher ist auch die Krümmung der drei Zonen noch nicht merklich verschieden, das ganze Stück I, II, III ist daher von einem Kreisbogen kaum zu unterscheiden. — Nach längerer Zeit, z. B. nach 10—15 Stunden, ist nun die Form A in die Form B übergegangen. Die Zone III hat sich nur noch wenig verlängert und dann aufgehört zu wachsen, daher konnte auch ihre Krümmung nur unmerklich

zunehmen, obgleich ihr Ablenkungswinkel α einem Rechten nahe kommt. Die Zone II dagegen hat sich während der ganzen Zeit kräftig verlängert und dem entsprechend auch stärker gekrümmt, ihr Krümmungsradius ist kleiner geworden; Zone II hat sich aber stärker gekrümmt als III, obgleich ihr mittlerer Ablenkungswinkel β kleiner war als α und während der Krümmung immer kleiner geworden ist (β'). — Die Zone I ist aus zwei Gründen viel schwächer gekrümmt als II; zuerst deshalb, weil ihre Verlängerung obwohl fortdauernd (im Gegensatze zu III), doch viel langsamer gewesen ist als bei II; noch mehr musste aber die Zunahme der Krümmung von I durch ihren kleinen Ablenkungswinkel vermindert werden. Schon in Folge der im Zustand A eingetretenen Krümmung von III und II ist die Zone I beträchtlich schief abwärts gerichtet worden, ihr Ablenkungswinkel γ ist viel spitzer als β und α; die Wachsthumsdifferenz ihrer Ober- und Unterseite, also ihre Krümmung konnte in dieser Lage durch die Gravitation nur viel schwächer als bei II sich steigern; noch mehr aber wurde die weitere Krümmung von I dadurch beeinträchtigt, dass durch die energische Krümmung von II die Zone I ganz passiv in eine Lage gebracht worden ist, die sich der senkrechten immer mehr nähert, so dass der krümmende Einfluss der Schwere bei I in dem Grade abnimmt, wie die Krümmung von II steigt.

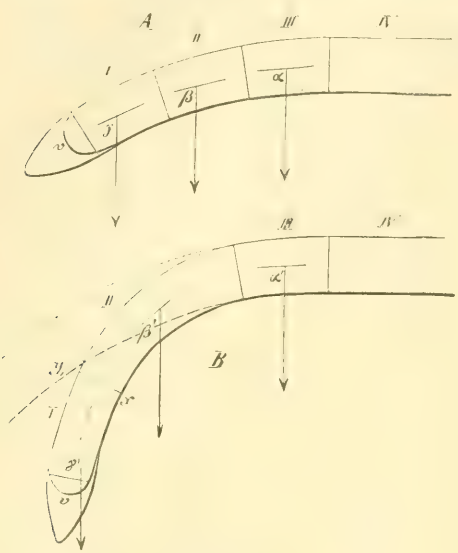


Fig. 64.

Nehmen wir nun an, in dem Zustand B sei Zone III und II ganz ausgewachsen; sie behalten deshalb ihre gewonnene Krümmung. Zone I dagegen wächst weiter und kann in Folge dessen sich auch noch weiter krümmen; allein der Einfluss der Gravitation ist schon in dem Zustand B sehr schwach, weil der Winkel γ' bereits sehr klein geworden ist; er wird aber bei weiterer Krümmung immer kleiner, und weil er kleiner wird, nimmt auch die krümmende Wirkung der Schwere immer mehr ab. Streng genommen, kann also das fortwachsende Ende der Wurzel niemals wirklich gerade und senkrecht werden, sondern nur der Vertikalen sich asymptotisch nähern.

Bei den in lockerer Erde wachsenden Wurzeln ist dies oft wirklich der Fall, wenn sie nicht etwa durch Nutationen oder Hindernisse im Boden

unregelmässige Formen annehmen; das selbst 10—15 cm weit hinabgewachsene Ende ist noch nicht vollkommen senkrecht; von der Stelle der stärksten Krümmung ausgehend, sieht das vordere so stark verlängerte Stück der Wurzel einer Parabel sehr ähnlich. Bei den in Luft und Wasser sich krümmenden Wurzeln aber kommt noch eine andere Ursache dazu, welche es hindert, dass die geotropische Krümmung endlich zur senkrechten Richtung des Endes führe; diese Ursache liegt in dem nachträglichen Wachsthum der gekrümmten Unterseite, wodurch die anfängliche Krümmung theilweise ausgeglichen abgeflacht wird; dabei wird die fortwachsende vordere Region gehoben, die so herbeigeführte Vergrösserung ihres Ablenkungswinkels (man vergleiche die punktirten Linien bei *B*) müsste nun dahin führen, dass die vordere Region immer wieder mit stärkerer Krümmung abwärts ginge; das geschieht aber gewöhnlich nicht, wie oben gezeigt wurde; die in Luft und Wasser wachsenden Wurzeln, nachdem sie sich anfangs kräftig gekrümmt haben, verflachen nicht nur ihre ursprüngliche Krümmung, sondern verlieren auch in dem vorderen Theile die Fähigkeit sich weiter zu krümmen, sie verhalten sich dann wie Nebenwurzeln der ersten Ordnung. — Die in der Erde wachsende Wurzel kann ihre anfangs entstandene Krümmung später nicht abflachen, weil die Erde die entsprechende Bewegung des vorderen Stückes hemmt; es kommt aber, wie es scheint, noch eine andere Krümmungsursache in's Spiel, welche die geotropische Krümmung unterstützt, nämlich die stärkere Reibung, welche die konkave Seite der Wurzel an den Erdtheilen erfährt. Wie diese Reibung zu Stande kommt, wird man begreifen, wenn man annimmt (was freilich nicht möglich ist), die Wurzel Fig. 64 *A* behielte ihren Krümmungsradius und verlängerte sich in der durch die punktirte *B* gegebenen Form; dann wäre die Reibung auf allen Seiten nahezu die gleiche; allein so wächst die Wurzel eben nicht; sondern indem sie sich verlängert, verkürzt sich der Krümmungsradius jedes wachsenden Theils und es ist ähnlich, als ob die Wurzel aus der Lage der punktirten Linien in die Lage der ausgezogenen in *B* sich krümmte; dabei muss nothwendig die konkave Seite einen stärkeren Druck und dem entsprechend eine stärkere Reibung an den Erdtheilen erfahren, als die konvexe. Da nun aber, wie oben gezeigt wurde, eine an einem festen Körper mit Reibung hinwachsende Wurzel sich ihm anzuschmiegen, sich um ihn zu krümmen sucht, so wird auch der beschriebene Vorgang in der Erde die geotropische Krümmung unterstützen müssen.

Betrachten wir nun ebenso die Krümmungen einer auf horizontaler Glasplatte festgelegten Wurzel Fig. 65 *A*. Das verschiedene Längenwachsthum der Ober- und Unterseite bewirkt hier in derselben Weise wie vorhin die Krümmung, die anfangs einem Kreisbogen ähnlich ist; während aber bei der Krümmung in Luft und Wasser, der Hauptsache nach auch in lockerer Erde, die Spitze frei ist und abwärts gestossen wird, trifft sie hier

auf unbesiegbaren Widerstand; dieser letztere wirkt aber so, als ob man die Wurzel *A* in Fig. 65 an ihrer Spitze soweit aufwärts stiesse, bis diese mit dem Stück IV au niveau liegt; wäre das wachsende sich krümmende Stück sehr biegsam, so würde bei dieser Hebung der Spitze die Krümmung fast oder ganz ausgeglichen jedenfalls erheblich abgeflacht werden. Das geschieht aber nicht oder nur in unerheblichem Grade, weil hinter der sich krümmenden Region eine biegsamere und weniger elastische Stelle der Wurzel liegt; die Biegung erfolgt daher bei der Hebung der Wurzelspitze, oder was dasselbe bedeutet, indem diese auf der Unterlage wie Fig. 65 *B* sich aufstemmt, hinter der geotropisch gekrümmten Region; es ist dieses Verhalten und die Art der dabei entstehenden Spannung auf Ober- und Unterseite in Fig. *B* dadurch ausgedrückt, dass man die Figur der geotropisch gekrümmten Region so gezeichnet hat, als ob sie durch einen Schnitt von der dahinterliegenden abgetrennt wäre; die Aufstemmung der Spitze bewirkt hinter der Zone III eine Zusammendrückung auf der Oberseite, eine Zerrung auf der Unterseite, was an der Wurzel (Fig. *C*) als eine hinter der wachsenden Region liegende aufwärts konkave Biegung sich geltend macht (bei IV).

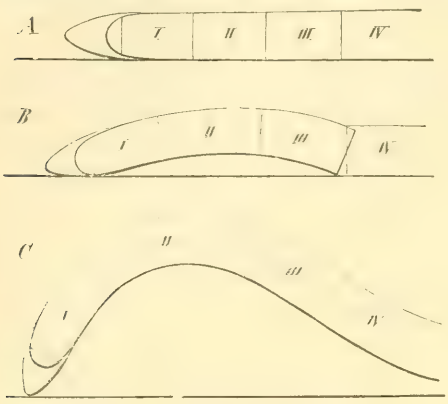


Fig. 65.

Während nun bei der in Luft, Wasser, lockerer Erde wachsenden Wurzel die vorderen Zonen durch die Krümmung der hinteren sofort abwärts gestossen werden und so in eine für die weitere Krümmung immer ungünstigere Lage kommen, ist es hier anders. Die noch wachsende Zone II, wenn auch gebogen, liegt doch noch so, dass ihr mittlerer Theil rechtwinkelig zur Schwere, ihre anderen Theile nur wenig anders gerichtet sind; da sie nun rasch wächst und zugleich unter sehr günstigen Winkeln von der Schwere getroffen wird, so krümmt sie sich energischer, ihr Krümmungsradius wird kleiner als wenn die Wurzelspitze keinen Widerstand findet (II *C*); dadurch kommt nun auch hier die vordere noch wachsende Zone I in eine für ihre eigene Krümmung immer ungünstiger werdende Lage. Bei längerer Dauer dieser Verhältnisse aber ändern sich die Bedingungen für jede Zone in verschiedener Weise. Zunächst treten III und dann II in den Zustand des Ausgewachsenseins über, sie werden biegsamer; in der ganzen geotropisch gekrümmten Region aber besteht durch die Aufstemmung der Spitze das Streben, die Krümmung abzuflachen; in dem Grade nun, wie die älteren Zonen auswachsen, geben sie diesem Streben nach, flachen sich ab, die vorher an der Grenze von III

und IV gelegene Konkavität der Oberseite schreitet weiter gegen die Spitze vor; dazu kommt, dass die Zellen der konkaven Unterseite langsam nachwachsend, die geotropische Krümmung ohnehin abzuflachen suchen; beide Vorgänge schreiten von hinten nach vorn an der Wurzel fort. Unterdessen aber rückt auch die am raschesten wachsende Region in die vordere Partie von II, dann in die hintere von I; an diesen Stellen muss jetzt die Krümmung zunehmen, der Radius kleiner werden; dadurch wird die Spitze immer mehr senkrecht gestellt, so wird die in Fig. 65 *C* dargestellte Form der Krümmung erzielt: von der Spitze an steigt die gekrümmte Wurzel steil aufwärts, um dann nach hinten sich langsam abzuflachen. In ihrem verwickelten Zusammenwirken streben diese z. Th. im Wesen des Geotropismus, z. Th. in der durch die Aufstemmung der Spitze bewirkten Spannung, z. Th. in der mit dem Alter veränderlichen Biegsamkeit und Elasticität liegenden Ursachen dahin, die stärkste Krümmung der Wurzel in eine der Spitze nähere mit ihr vorrückende Region zu verlegen, während bei der freien Wurzel die zuerst entstandene stärkste Krümmung ihren Ort behält, die Spitze immer gerader werdend weiter wächst. In den angegebenen Momenten liegt auch die Ursache davon, dass dünne Wurzeln nicht in Quecksilber eindringen, und dass dickere bei ihrem Eindringen einen Bogen von kleinerem Radius beschreiben als in Wasser oder in Luft.

Die Thatsache, dass eine schief oder geradezu vertikal aufgerichtete Wurzel bei der Abwärtskrümmung einen Bogen von kleinerem Radius als eine horizontal gelegte beschreibt, widerspricht nur scheinbar unserem zweiten Satze und bestätigt zugleich den ersten.

In Fig. 66 und 67 ist die Form der geotropischen Krümmung einer schief aufwärts und einer umgekehrt vertikal gestellten Wurzel (in lockerer Erde) möglichst genau abgebildet, ebenso wie in Fig. 52 und 58 die Krümmung aus horizontaler Lage. Die Wurzel Fig. 66 ist in Zonen von je 2 mm, die von Fig. 67 in solche von je 1 mm eingetheilt.

Betrachten wir zunächst das Verhalten der schief aufgerichteten Wurzel Fig. 66 *A*, so leuchtet sofort ein, dass die älteren Querzonen V, IV (über den Marken 5 und 4) sich bezüglich der Krümmung in einer sehr ungünstigen Lage befinden, denn ihr Wachsthum ist langsam und hört bald auf, zugleich aber bildet ihre Wachsthumsachse mit der Richtung der Schwere einen kleinen Winkel; beides wirkt dahin, die Krümmung dieser älteren Zonen, bis auf das kaum Merkliche herabzumindern. Die jüngeren Zonen III, II sind zwar betreffs des Ablenkungswinkels *anfangs* in derselben ungünstigen Lage, die Krümmung kann nur langsam sich geltend machen, was in der That leicht zu beobachten ist, sie wird unter gleichen Verhältnissen 1—2 Stunden später als bei horizontalen Wurzeln bemerklich; dafür aber wachsen diese mittleren Zonen nicht nur rasch, sondern ihr Wachsthum dauert auch länger, als das der älteren, die krümmende Wirkung der Schwere hat also Zeit, sich

mehr und mehr geltend zu machen. Dazu kommt aber, verglichen mit der horizontalen Wurzel, ein die Krümmung der aufgerichteten sehr begünstigender Umstand; wenn nämlich eine Zone der horizontalen Wurzel mit freier Spitze sich krümmt, so kommt eben dadurch und sofort jeder ihrer Querschnitte in eine zur Vertikalen schiefe Lage, der anfangs rechte Winkel wird ein spitzer und mit zunehmender Krümmung immerfort spitzer, wodurch die krümmende Wirkung der Schwere beeinträchtigt wird (Fig. 58). Beginnt dagegen die rasch wachsende Zone einer aufgerichteten Wurzel sich zu krümmen, so wird der anfangs sehr spitze Winkel, den sie mit der Vertikalen bildet, zunächst immer weniger spitz; dann sogar ein Rechter; dadurch wird die betreffende Zone von Stunde zu Stunde in eine für die Krümmung zunehmend günstigere Position gebracht (Fig. 66 *B*, 1, 2); der Einfluss der Schwere auf die Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite, also auf die Krümmung wird auf diese Weise nicht nur verlängert, sondern in Folge der Krümmung selbst gesteigert; der mittlere Krümmungsradius wird unter diesen Verhältnissen nothwendig kleiner werden, als wenn die Wurzel von Anfang an horizontal gelegen hätte. Sind die vorderen Zonen auf diese Weise aus der schief aufgerichteten in die horizontale Lage übergegangen, dann treten dieselben Verhältnisse bei weiterem Wachsthum ein, wie bei einer horizontalgelegten Wurzel, wie Fig. 66 *B*, *C* erkennen lässt.

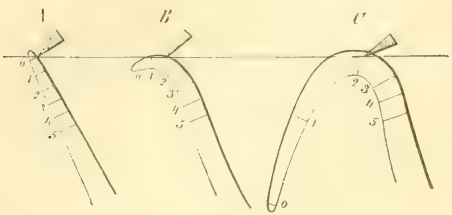


Fig. 66.

Wurzeln von Faba schief aufwärts in Erde gelegt; *A* ursprüngliche Lage, *B* nach 4½ Stunden, *C* nach 24 Stunden.

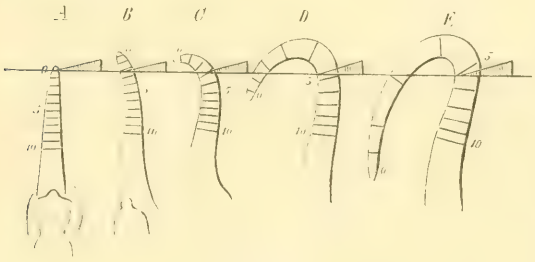


Fig. 67.

Wurzel von Faba senkrecht aufwärts in Erde gelegt. Die hinter der Marke 10 liegende Region ist noch etwas gewachsen, die Marke 10 daher in *B* emporgestossen; *A* ursprüngliche Lage, *B* nach 4 Stunden, *C* nach 7 Stunden, *D* nach 21 Stunden, *E* nach 28 Stunden.

Es leuchtet ein, dass einerseits die Verminderung der Krümmung der älteren, fast ausgewachsenen Zonen, andererseits die Begünstigung der Krümmung an den rasch und lange Zeit wachsenden, jüngeren Zonen um so deutlicher hervortreten muss, je mehr sich die Aufrichtung der Wurzel der umgekehrt vertikalen Lage nähert, wie Fig. 67 sofort erkennen lässt. —

Die Frage, was eine Wurzel thun würde, wenn es gelänge, ihre wachsende Region vollständig vertikal aufzurichten und sie in dieser Richtung

zu erhalten, ist schwer zu beantworten. Bei meinen zahlreichen Experimenten krümmten sich auch die anscheinend ganz vertikal gestellten (wie Fig. 67) erst seitwärts, dann abwärts. Ist die Wurzel wirklich genau senkrecht, so fällt jeder Grund zu einer geotropischen Krümmung weg, da ja die Schwere ebenso wie bei einer genau senkrecht abwärts wachsenden Wurzel mit der Wachsthumsachse parallel und auf allen Seiten derselben gleichartig wirkt. Da nun bei sehr zahlreichen Versuchen gewiss einzelne Wurzeln genau senkrecht aufwärts zu liegen kommen, so müssten doch diese wenigen aufwärts fortwachsen; wenn dies nun nicht geschieht, wie die Erfahrung zeigt, so müssen noch andere Ursachen mitwirken; die wichtigste derselben, vielleicht die einzige, mag in der freiwilligen Nutation der Wurzel liegen; auch eine genau senkrecht aufgerichtete Wurzel wird bald auf der einen, bald auf der anderen Seite ein wenig stärker wachsen und so eine Nutationskrümmung machen; ist diese auch noch so gering, so wirkt die Schwere nicht mehr parallel mit der Achse und der Geotropismus tritt in Aktion.

Ich habe vielfach Keimpflanzen umgekehrt vertikal in feuchte Erde gesteckt und über die aufrechte, anscheinend senkrechte Wurzel eine oben offene Glasröhre gestülpt, die nur geringen Spielraum für etwaige Bewegungen der Spitze gewährte. Die Wurzeln wuchsen auf diese Art nicht selten 4—6 cm aufwärts in der Röhre fort; sie suchten sich zu krümmen, erfuhren aber sofort an der Spitze und dem konvex werdenden Theil den Gegendruck der Glaswand; zuweilen gelang es einer Wurzel, ihre Spitze in dem engen Raum, den sie ohnehin fast ausfüllte, doch abwärts zu richten und dann abwärts fortzuwachsen, soweit es der enge Raum ermöglichte; gewöhnlich aber schob sich das scharf gekrümmte Ende an der Glaswand hinauf, indem die Krümmung sich mit dem Auswachsen des gekrümmten Theils abflachte und ausglich, während immer wieder jüngere Theile die Krümmung versuchten. Kombinirt man, was oben über das Verhalten horizontaler Wurzeln auf fester Unterlage und über die schief aufgerichteten gesagt, so gelingt es, sich dieses Verhalten der in Glasröhren aufgerichteten Wurzeln hinreichend klar zu machen.

Nachträglich ist noch darauf hinzuweisen, dass die in Fig. 66 und 67 sichtbare, wenn auch schwache Rückwärtskrümmung hinter der wachsenden Region ebenso, wie die entsprechende Erscheinung bei Fig. 58 durch die Anstemmung der Wurzelspitze an die von ihr zu verdrängenden Bodentheilchen bewirkt wird; es ist die schon bei Fig. 62 und 65 besprochene Erscheinung, nur in geringerem Grade ausgebildet, weil die lockere Erde nur unbedeutenden Widerstand leistet.

§ 29. Wachsthum der Ober- und Unterseite während der

geotropischen Krümmung[1]). Rein geometrisch betrachtet könnte die Krümmung der Wurzel auf sehr verschiedene Art zu Stande kommen: entweder dadurch, dass die Unterseite sich verkürzt oder die Oberseite allein sich verlängert, oder beides gleichzeitig eintritt; oder sie könnte dadurch bewirkt werden, dass beide Hälften sich zwar verlängern, die obere aber rascher und stärker als die untere; in diesem Fall entsteht dann die weitere Frage, wie verhält sich diese Verlängerung beider Seiten zu der einer normal abwärts wachsenden Wurzel; es könnte ja sein, dass Ober- und Unterseite langsamer wachsen, aber in verschiedenem Grade; es könnte jedoch auch geschehen, dass die Oberseite noch stärker wächst, als eine normal abwärts gerichtete Wurzel, während die Unterseite im Wachsthum gehindert ist.

Die Beobachtung zeigt nun, dass die geotropische Krümmung der Wurzel in der That auf die zuletzt genannte Art bewirkt wird: das Wachsthum der Oberseite ist ebenso kräftig oder noch kräftiger, als wenn die Wurzel ihre normale Lage hätte; die Unterseite dagegen ist in ihrem Wachsthum immer erheblich beeinträchtigt im Vergleich mit dem einer normal abwärts wachsenden Wurzel. Die sich abwärts krümmende Wurzel verhält sich also gerade entgegengesetzt einem sich aufwärts krümmenden Stengel, der, wie ich früher (vergl. Abhdlg. XXXV) gezeigt habe, auf der Unterseite stärker, auf der Oberseite schwächer wächst, als es bei aufrechtem Stand geschehen würde[2]).

Schon Frank (l. c. p. 41) hatte sich bezüglich der geotropischen Wurzelkrümmung die Frage vorgelegt, ob „die Oberseite die normale Wachsthumsintensität einhält und die Unterseite hinter derselben zurückbleibt, oder ob die Unterseite mit der normalen Intensität weiterwächst, während die Oberseite ihr Wachsthum beschleunigt." — „Diese Frage sei jedoch, fährt er fort, nicht zu beantworten, weil man ja an dem gekrümmten Wurzelende nicht erfahren kann, wie es gewachsen sein würde, wenn es die gerade Richtung eingehalten hätte, und bei Vergleichungen gerader Wurzelenden von Pisum sativum komme man bald zu der Ueberzeugung, dass die Längen der Rindezellen in gleichen Entfernungen von der Wurzelspitze bei verschiedenen Wurzeln verschieden sind." — So liess Frank eine der wichtigsten Fragen, welche die mechanische Erklärung der geotropischen Krümmung vorbereiten können, unentschieden. Zu ihrer Beantwortung that aber Ciesielski (l. c. p. 26) den ersten Schritt, indem er zeigte, dass bei

1) Vergl. Wigand, Botan. Untersuchungen. Braunschweig 1854, p. 160. — Frank, Beiträge p. 41. — Hofmeister, Botan. Zeitung 1868, p. 277. — Müller, ebenda 1869, p. 390, 405. — Ciesielski, l. c., p. 27.

2) Der Stengel von Hippuris enthält, wie die Wurzel, einen axilen Strang, umgeben von Rindenparenchym; dennoch krümmt er sich geotropisch aufwärts, hier tritt der Gegensatz des positiven und negativen Geotropismus bei ähnlichem anatomischem Bau besonders deutlich hervor.

den aus aufgerichteter Lage scharf abwärts gekrümmten Wurzeln von Pisum die Zellen der Oberseite etwas länger, die der Unterseite viel kürzer sind, als die Zellen von gleicher Lage unter der Epidermis des weiter fortgewachsenen, senkrechten und bereits ganz ausgewachsenen Stückes derselben Wurzel. Er giebt beispielsweise an, dass die Zellen in normaler Lage an dem unterhalb der Krümmung liegenden jüngeren Stück[1]) die Länge 99 Mikromillimeter hatten, während die an der konvexen Seite des gekrümmten Theils 125, die auf der konkaven aber nur 20 Mikromillimeter maassen. — Ciesielski fand auch in radialer und tangentialer Richtung die Zellen der konvexen Seite stärker, die der konkaven schwächer gewachsen, als an dem geraden Stück. Da ich mich hier ausdrücklich einstweilen auf das Längenwachsthum beschränke, so will ich nur im Vorbeigehen bemerken, dass ich bei sehr stark gekrümmten, dicken Wurzeln von Faba und Aesculus eine Beeinträchtigung des Dickenwachsthums (in radialer Richtung) an der unteren Rinde nicht beobachtet habe, dass dagegen zuweilen die konkave Rinde erheblich dicker ist, als die konvexe, so dass der axile Strang innerhalb der gekrümmten Region excentrisch, der konvexen Seite näher, liegt; in einem Falle war diese Differenz zu Gunsten der unteren Rinde so beträchtlich, dass sie sich an den einzelnen Zellen leicht messen liess; die unmittelbar unter der Epidermis liegenden Zellen hatten einen radialen Durchmesser von 13—15 Theilstrichen auf der konkaven, einen solchen von 10 Theilstrichen auf der konvexen Seite, und ähnlich verhielten sich die weiter nach innen liegenden Zellschichten; bei einer sehr scharf gekrümmten Wurzel von Aesculus verhielt sich der radiale Durchmesser der äussersten Parenchymzellen auf der konvexen und konkaven Seite sogar wie 6,6 zu 10,1.

Ciesielski fasst die Ergebnisse seiner Messungen in folgendem Satz zusammen: „das mikroskopische Bild überzeugt uns mit voller Bestimmtheit, dass die an der konvexen Seite gelegenen Zellen eine abnorme Streckung nach allen Richtungen erlitten und dadurch die Zellen der konkaven Kante nicht nur an der entsprechenden Vergrösserung gehindert, sondern sogar komprimirt haben, wie dies die vielfachen Falten und Unregelmässigkeiten der konkaven Kante andeuten.“ Ich zweifle an dieser Kompression und Faltenbildung in gewissen Fällen um so weniger, als ich bereits früher nachgewiesen habe (Arb. 2. Heft p. 205), dass dasselbe auch bei der Aufwärtskrümmung der Grasknoten auf der konkaven Oberseite stattfindet; wenn man daraus aber folgern wollte, dass die konkav werdende Seite der Wurzel sich bei der Krümmung ganz passiv verhält und von der allein wachsenden

[1]) Zur Vergleichung hätten jedoch auch die Zellen des älteren hinter der Krümmung liegenden Stückes ebenfalls gemessen und das Mittel aus ihrer und der obigen Länge gezogen werden müssen; dass dies durchaus nöthig, werden meine Messungen zeigen.

Oberseite einfach zusammengedrückt und am Wachsthum gehindert werde, so ginge dies viel zu weit. Vielmehr zeigt die Beobachtung, dass auch die Unterseite einer sich krümmenden Wurzel gewöhnlich wächst, nur viel schwächer, als die gerade Wurzel; es mag dies in einzelnen Fällen, zumal bei aufgerichteten und sehr scharf gekrümmten Wurzeln so weit gehen, dass das Wachsthum der konkaven Seite unmerklich wird und die von Ciesielski beobachteten Erscheinungen eintreten, aber jedenfalls ist dies nur ein extremer Fall, der nicht die Regel darstellt, ebenso wie das entsprechende Verhalten der Grasknoten nur einen extremen Fall der Aufwärtskrümmung darstellt, deren gewöhnlicher Verlauf bei Internodien in einer Schwächung des Längenwachsthums der konkaven, in einer Stärkung desselben auf der konvexen Seite besteht; und so ist es auch bei den Wurzeln. — Die Ansicht, als ob die Ursache der Wurzelkrümmung vorwiegend oder allein in dem verstärkten Wachsthum der konvexen Seite liege, ist nicht richtig, denn ich werde zeigen, dass zuweilen die Oberseite nur wenig stärker wächst, als eine normale Wurzel, während die kräftige Krümmung wesentlich durch das sehr geschwächte Wachsthum der Unterseite bewirkt wird.

Ich habe die hier behandelte Frage nach zwei Methoden zu beantworten gesucht; einmal durch Vergleichung einer sich krümmenden Wurzel mit einer ihr gleichen geraden, sodann durch Messung der Zellen an der gekrümmten Stelle und an den geraden älteren und jüngeren Partien an derselben Wurzel.

a) Vergleichung einer gekrümmten mit einer geraden Wurzel. Von je zwei gleichen Keimpflanzen von Faba wurde die eine horizontal oder fast vertikal aufgerichtet, die andere vertikal abwärts dicht neben einander in sehr lockere Erde hinter eine dünne Glimmerwand (Fig. 50) gelegt, nachdem sie mit Marken von je 2 mm Entfernung versehen waren. Die Krümmungsradien und Bogenlängen werden mittels dünner Glimmerplättchen mit eingeritzten Kreistheilungen (Fig. 51) gemessen und berechnet.

Erstes Beispiel. Eine Wurzel horizontal, die andere normal senkrecht abwärts; 14 Stunden nach Beginn des Versuchs (bei 17,5—18° C.) sind bei der horizontalen die vier vorderen Zonen (anfangs 8 mm lang) gewachsen und gekrümmt; Bogen kreisförmig, 135° umfassend.

Zuwachse der vier vorderen Zonen

auf der konvexen Seite = 10,8 mm
„ „ konkaven „ = 6,1 „
der Mittellinie (Achse der Wurzel) = 8,4 „
der geraden Wurzel = 10,5 „

Beschleunigung der konvexen Seite = 0,3 mm
Verlangsamung der konkaven „ = 4,4 „
Verlangsamung d. Mittellinie d. gekrümmten Stelle = 2,1 „

Zweites Beispiel, ebenso behandelt; nach 14 Stunden beschreibt die horizontalgelegte Wurzel einen Bogen von 98°, der einem Kreisbogen sehr genau gleicht; gewachsen und gekrümmt sind die ersten vier Zonen.

Zuwachse der vorderen vier Zonen
auf der konvexen Seite = 8,7 mm
„ „ konkaven „ = 5,3 „
der Mittellinie = 7,0 „
der geraden Wurzel = 8,5 „
Beschleunigung der konvexen Seite = 0,2 mm
Verlangsamung der konkaven „ = 3,2 „
Verlangsamung d. Mittellinie d. gekrümmten Stelle = 1,5 „

Drittes Beispiel. Eine Wurzel fast vertikal aufgerichtet, die andere normal abwärts; nach 14 Stunden (bei 15,5—16° C.) sind die drei vorderen (anfangs 6 mm langen) Querzonen gekrümmt; fast genau ein Kreisbogen von 160°.

Zuwachse der vorderen drei Zonen
auf der konvexen Seite = 5,8 mm
„ „ konkaven „ = 2,8 „
der Mittellinie = 4,3 „
der geraden Wurzel = 5,5 „
Beschleunigung der konvexen Seite = 0,3 mm
Verlangsamung der konkaven „ = 2,7 „
Verlangsamung d. Mittellinie d. gekrümmten Stelle = 1,2 „

Viertes Beispiel, ebenso behandelt; nach 14 Stunden beschreiben die drei vorderen Zonen[1]) einen fast kreisförmigen Bogen von 160°.

Zuwachse der vorderen drei Zonen
auf der konvexen Seite = 6,7 mm
„ „ konkaven „ = 4,2 „
der Mittellinie = 5,5 „
der geraden Wurzel = 6,0 „
Beschleunigung der konvexen Seite = 0,7 mm
Verlangsamung der konkaven „ = 1,8 „
Verlangsamung d. Mittellinie d. gekrümmten Stelle = 0,5 „

Die Uebereinstimmung der Ergebnisse dieser Versuche ist, wenn auch nicht in den einzelnen homologen Zahlen, so doch im Hauptergebniss so

[1]) Auch die vierte Zone war erheblich gewachsen und deutlich gekrümmt, doch war ihr Radius zu gross, als dass man sie mit dem Bogen der drei vorderen hätte aufnehmen können, wenn dieser als Kreisbogen betrachtet werden sollte.

gross, dass ich nicht versäumen will hervorzuheben, dass diese Versuche nicht aus anderen ausgewählt, sondern die einzigen in dieser Richtung gemachten sind; die Uebereinstimmung dieser Versuche unter sich und mit dem Ergebniss der hier noch folgenden Messung zeigt, dass die individuellen Verschiedenheiten hier nur in sehr untergeordnetem Grade sich geltend gemacht haben; vorwiegend wohl eine Folge der äusserst sorgfältigen Auswahl der Keimpflanzen und der kurzen Dauer der Versuche.

Die wichtigsten Ergebnisse dieser Messungen sind:

1. das Wachsthum der konvexen Seite der sich krümmenden Wurzel ist nur wenig stärker als das der geraden;

2. das Wachsthum der konkaven Seite der sich krümmenden Wurzel ist viel langsamer als das der geraden;

3. daher ist das Wachsthum der Mittellinie der sich krümmenden Wurzel (oder das Gesammtlängenwachsthum derselben) geringer als das der geraden.

b) Vergleichung der Zellenlängen der gekrümmten Stelle mit der der nicht gekrümmten Stellen. Wenn aus dem Längenverhältniss der Zellen innerhalb und ausserhalb der gekrümmten Stelle ein Schluss auf die Förderung und Verlangsamung des Wachsthums gezogen werden soll, so muss vorher festgestellt werden, dass bei der Krümmung zumal auf der konvexen Seite nicht etwa nachträgliche Zelltheilungen eintreten, durch welche die Länge der zu messenden Zellen natürlich verkürzt werden würde. Zur Feststellung der Thatsache genügt es, einerseits das Aussehen der Zellen während der noch stattfindenden und nach vollendeter Krümmung zu prüfen, anderseits aber durch Messung zahlreicher Zellen die mittlere Länge derselben an der konvexen Seite zu bestimmen und diese mit der mittleren Länge zu vergleichen, welche die Zellen an derselben Stelle haben würden, wenn die Krümmung nicht stattgefunden hätte. Das Letzte wird aber dadurch erreicht, dass man die mittlere Länge zahlreicher Zellen in dem älteren hinter der Krümmung, sowie in dem jüngeren, vor der Krümmung liegenden Stück bestimmt und aus beiden Werthen das Mittel zieht. Dieses Verfahren ist deshalb nöthig, weil die Zellen vom oberen Theil der Wurzel nach vorn hin an ausgewachsenen Stücken zunehmen; eine Vergleichung der gekrümmten Stelle mit dem älteren geraden Stück allein würde daher eine zu starke Vergrösserung der konvexen Zellen, eine solche mit dem jüngeren geraden Stück allein eine zu geringe Förderung der konvexen Seite ergeben (wie bei Ciesielski s. oben geschehen ist). Um nun diese Werthe bestimmen zu können, muss man Wurzeln benutzen, die schon vor Beginn des Versuches etwa 2—3 cm lang geworden sind; diese dann horizontal oder schief aufgerichtet der geotropischen Wirkung aussetzen und sie nachher so lange fortwachsen lassen, bis vor der Krümmung ein jüngeres senkrechtes Stück von wenigstens 2—3 cm Länge liegt, damit man sicher weiss, dass

die obere Region dieses Stückes vollkommen ausgewachsen ist. – Da Messungen dieser Art unmöglich sehr genau sein können, muss man die Erscheinungen so zu gestalten suchen, dass auch minder genaue Messungen einen klaren Einblick gewähren; dies geschieht durch Benutzung recht dicker Wurzeln, die man nöthigt, sehr scharfe Krümmungen zu machen, indem man sie fast senkrecht aufgerichtet in lockerer Erde wachsen lässt. Je dicker die gekrümmte Stelle und je schärfer die Krümmung ist, desto grösser ist auch die Längendifferenz der konvexen und konkaven Seite und ihrer Zellen, desto weniger hat also ein kleiner Fehler in den Längenmessungen bezüglich der Differenzen, um die es sich hier handelt, zu bedeuten.

Die Zellenmessungen wurden mit einem Hartnack'schen Okularmikrometer gemacht, dessen Theilstriche nach meiner Bestimmung nahezu gleich 0,005 mm angeben[1]). Ich gebe im Folgenden, da es sich nur um relative Werthe handelt, die Zahl der Theilstriche an, durch deren Multiplikation mit 0,005 man diese also in Millimeter umrechnen kann, wenn es nöthig sein sollte.

Die gemessenen Zellen waren immer die der äussersten Parenchymschicht unmittelbar unter der Epidermis; da nun die Epidermis selbst sehr dünn ist, so müssten, wenn keine nachträglichen Theilungen eintreten, die Zellenlängen der konvexen und konkaven Seite sich fast genau verhalten wie die Krümmungsradien dieser Seiten; dass dies nicht immer genau genug zutrifft, rührt vorwiegend von der Unmöglichkeit her, die Krümmungsradien sehr genau zu bestimmen. Am genauesten erhielt ich diese dadurch, dass ich die aus der gekrümmten Stelle herausgeschnittene dünne Medianplatte, nachdem an ihr die Zellen gemessen waren, auf dem Objektträger unter sehr dünnem Deckglas liegen liess und auf dieses nun das Glimmerplättchen mit den konzentrischen Kreisen auflegte. — Trotz der angedeuteten Ungenauigkeit zeigte die Vergleichung des Verhältnisses der Krümmungsradien mit dem der Zellenlängen beider Seiten doch evident, dass keine nachträglichen Theilungen während der Krümmung stattgefunden haben; wäre dies der Fall, so würde man es sicherlich auch an dem Aussehen der Zellen und der Lage der neuen Wände bemerken müssen, was nicht der Fall ist.

Der Uebersichtlichkeit wegen bezeichne ich

mit R den Krümmungsradius der konvexen,
mit r den der konkaven Seite;
mit x die Länge der Zellen auf der konvexen,
mit c die der konkaven Seite;
mit m die mittlere Zellenlänge des gekrümmten Stückes,
mit m' die des geraden Stückes oberhalb uud unterhalb der Krümmung.

1) Die von Hartnack beigelegte Tabelle giebt irrthümlich nur 0,0032 mm an.

Vicia Faba I.

$R = 5{,}3$ mm $\qquad r : R = 1 : 1{,}9.$
$r = 2{,}8$ „

Zellenlängen[1])

an Krümmung:
konvex (x) = 41,7 $\qquad c : x = 1 : 1{,}6$
konkav (c) = 26,3
Mittel (m) = 34,0
am geraden Stück:
oberhalb = 40,0
unterhalb = 44,6
Mittel (m') = 42,3
$x - m' = -0{,}6$
$m' - c = 16{,}0$
$m < m'$.

Vicia Faba II.

$R = 6{,}4$ mm $\qquad r : R = 1 : 1{,}8$
$r = 3{,}5$ „

Zellenlängen

an Krümmung:
konvex (x) = 28,3 $\qquad c : x = 1 : 1{,}8$
konkav (c) = 15,0
Mittel (m) = 21,6
am geraden Stück:
oberhalb = 23,2
unterhalb = 26,1
Mittel (m') = 24,6
$x - m' = 3{,}7$
$m' - c = 9{,}6$
$m < m'$.

Aesculus Hippocastanum I.

$R = 7$ mm $\qquad r : R = 1 : 2{,}4$
$r = 3{,}2$ „

Zellenlängen

an der Krümmung:
konvex (x) = 27,0 $\qquad c : x = 1 : 2{,}0$
konkav (c) = 13,3
Mittel (m) = 20,1

[1]) Jede Zahl, welche ich als Zellenlänge aufgeführt, ist das arithmetische Mittel aus wenigstens 20, oft aus 40 Messungen.

am geraden Stück:

oberhalb = 16
unterhalb = 23
Mittel (m') = 19,5

$x - m' = 7{,}5$
$m' - c = 6{,}2$
$m > m'$

Aesculus Hippocastanum II.

$R = 5{,}2$ mm $\qquad r : R = 1 : 3{,}0$
$r = 1{,}7$ „

Zellenlängen

an der Krümmung:

konvex (x) = 28,1 $\qquad c : x = 1 : 3{,}1$
konkav (c) = 9,3
Mittel (m) = 19,1

am geraden Stück:

oberhalb = 19,0
unterhalb = 21,2
Mittel (m') = 20,1

$x - m' = 8{,}8$
$m' - c = 10{,}8$
$m < m'$.

Die für unseren Zweck wichtigsten Folgerungen aus diesen vier Beispielen sind:

1. Das Wachsthum der konvexen Seite ist bei Tabelle II nur wenig stärker als das Mittel der geraden Stücke, bei Faba I sogar ein wenig schwächer, was wohl auf einem Beobachtungsfehler beruht; bei Aesculus I und II ist es auf der konvexen Seite bedeutend stärker als das Mittel der geraden Stücke (vergl. die Werthe $x - m'$).

2. Das Wachsthum der konkaven Seite ist überall viel schwächer als das Mittel der geraden Stücke (vergl. die Werthe $m' - c$).

3. Das Mittel der Zuwachse auf der konvexen und konkaven Seite der Krümmung ist in drei Fällen etwas kleiner, als das Mittel der Zuwachse an den geraden Stücken; nur bei Aesculus I ist $m > m'$, die Differenz aber so klein, dass sie als innerhalb der Beobachtungsfehler liegend angenommen werden kann.

Im Ganzen stimmen also die Ergebnisse dieser Beobachtungsmethode (zumal soweit es die nach beiden Methoden beobachtete Faba betrifft) mit denen der ersten so gut überein, als sich bei der Unsicherheit derartiger Messungen nur erwarten lässt.

Als das für das Wesen der geotropischen Krümmung wichtigste Resultat darf man daher den bereits im Eingang des § ausgesprochenen Satz ansehen, der sich auch so aussprechen lässt: bei der geotropischen Krümmung wachsen gewöhnlich alle Zellen innerhalb des sich krümmenden Stückes, aber um so langsamer je näher sie der konkav werdenden Unterseite liegen; von der konvexen Seite ausgehend, wo die Zellen vollkommen ausgebildet, und sehr saftreich sind, findet man bis zur konkaven, wo sie jungen unausgebildeten protoplasmareichen Zellen gleichen, alle Uebergänge; indem die Ausbildung der Zellen der Unterseite sehr erheblich beeinträchtigt wird, können die der Oberseite eine mehr oder minder beträchtliche Ueberverlängerung erfahren. Einige noch zu vervollständigende Beobachtungen (s. oben) weisen darauf hin, dass die Retardation des Längewachsthums auf der Unterseite mit einer Steigerung, die Beschleunigung des Längenwachsthums auf der Oberseite mit einer Beeinträchtigung des Wachsthums in radialer Richtung verbunden ist; die Zellen der konkaven Seite machen auf den Beobachter den Eindruck als wären sie in der Längsrichtung komprimirt, daher in der Querrichtung erweitert, die der konvexen Seite dagegen, als wären sie in der Längsrichtung gezerrt und dabei verengert; dabei stehen die Querwände der Zellen der konkaven Rinde radial, die der konvexen Seite sind schief und prosenchymatisch zugespitzt, wie im Parenchym étiolirter Stengel.

Inwiefern nun diese noch unvollständigen Daten dazu beitragen können, die Wirkungsweise der Schwere auf das Wachsthum erkennen zu lassen, wird erst dann sich zeigen, wenn die entsprechenden Beobachtungen für die Aufwärtskrümmung negativ-geotropischer Organe gemacht sind (vergl. Abhandlung XXXV) und genaue Vergleichungen mit den Vorgängen bei der Krümmung der Ranken und bei den heliotropischen Krümmungen vorliegen.

§ 30. Geotropismus gekappter und gespaltener Wurzeln. Schon in § 21 habe ich darauf hingewiesen, dass bei der Neigung gekappter Wurzeln, sehr starke Nutationen innerhalb der wachsenden Region zu machen, es schwierig zu erkennen ist, ob sie, wie Ciesielski behauptet, dem Einfluss der Schwere nicht mehr gehorchen, ihren Geotropismus also verloren haben; ich hob aber auch hervor, dass die Gesammtheit zahlreicher Beobachtungen an horizontal gelegten Wurzeln, deren Vegetationspunkt weggeschnitten ist, mich zu dem Ergebniss führt, dass ihr Geotropismus noch vorhanden ist, aber durch die kräftigen Nutationen oft verdeckt wird.

Ebenso sind auch Wurzeln, welche bei 2 –4 cm Länge in der Nähe ihrer Basis von der Keimpflanze abgeschnitten worden sind, noch geotropisch, sofern sie überhaupt wachsen[1]).

[1]) Vergl. jedoch Frank, Botan. Zeitung 1868, p. 564.

An dicken Fabawurzeln machte ich Quer-Einschnitte 3—5 mm über der Spitze, die bis zu dem axilen Strang vordrangen; die horizontal gelegten Wurzeln krümmten sich in gewohnter Weise abwärts, gleichgiltig ob der Einschnitt oben oder unten lag; dies Alles stimmt mit dem früher angegebenen Verhalten des Wachsthums, dass dasselbe in jeder Querscheibe unabhängig von den davor und dahinter liegenden Querscheiben sich vollzieht, wenn nur die Rinde ihre zum Wachsthum nöthigen Stoffe in radialer Richtung aus dem Strang bezieht, der sie seinerseits aus Reservestoffbehältern der Keimpflanze durch die Länge der Wurzel hinleitet.

Bezüglich der längsgespaltenen Wurzeln haben schon Frank und Ciesielski[1]) gezeigt, dass die Längshälften noch geotropisch sind, dass aber die Abwärtskrümmung durch das Streben zur Einwärtskrümmung mehr oder weniger verdeckt wird. Liegt die Schnittfläche einer halbirten Wurzel unten, so kombinirt sich die Wirkung des Geotropismus mit der Wachsthumsdifferenz des Stranges und der Rinde, beide wirken in gleicher Richtung; liegt die Schnittfläche oben, so wirken beide Krümmungsursachen in entgegengesetztem Sinne und es kommt darauf an, ob der Geotropismus das Einwärtsstreben überwiegt oder nicht (vergl. § 21).

Eine besonders unbequeme Fehlerquelle bei derartigen Beobachtungen, welche die genannten jedoch unbeachtet liessen, liegt darin, dass bei einer nicht streng symmetrischen Spaltung, die dickere Hälfte, welche einen grösseren Theil des axilen Stranges besitzt, stärker wächst und sich auch stärker einwärts krümmt, als die andere, während man niemals genau weiss, ob die beabsichtigte symmetrische Spaltung auch wirklich gelungen ist. Man kommt daher nur durch Beobachtung sehr zahlreicher gespaltener Wurzeln zu einem sicheren Resultat, welches aber auch nur dann rein hervortritt, wenn die eine Hälfte des gespaltenen Stückes der Wurzel ganz weggenommen wird, weil, wenn beide nebeneinander vorhanden sind, sie sich bei dem Streben zur Einwärtskrümmung gegen einander stemmen, oft an einander vorbeigleiten und so unregelmässige Formen entstehen.

Meine an Faba gemachten Beobachtungen ergaben nun folgendes:

Werden möglichst genau symmetrisch gespaltene Wurzeln nach Wegnahme der einen (5—10 mm langen) Hälfte in feuchter Luft horizontal gelegt, so dass die Schnittfläche selbst horizontal (oben oder unten) liegt, so folgen die Hälften allein ihrem Streben zur Einwärtskrümmung, welches aus dem rascheren Wachsthum der Rinde gegenüber dem axilen Strange entsteht. Liegt also die Schnittfläche oben, so krümmt sich die Wurzelhälfte aufwärts (Fig. 68 *A*), liegt sie unten, abwärts (*B*). Der Einfluss der Schwere auf das Wachsthum wird also bis zum Unkenntlichen überwogen, durch die Wachsthumsdifferenz der äusseren und inneren Gewebeschichten.

[1]) Frank, Beitrage, p. 48. — Ciesielski, Dissertation, p. 27.

Dass dabei nicht etwa die Verwundung den Geotropismus hindert, folgt ohne weiteres daraus, dass die den Strang enthaltende Mittellamelle einer Wurzel, deren Rinde rechts und links oder oben und unten abgespalten worden ist (Fig, 68 *E, F*), sich energisch abwärts krümmt. Ist die Mittellamelle jedoch nicht symmetrisch geschnitten, und liegt sie mit den Schnittflächen horizontal, so krümmt sie sich nach derjenigen Seite hin (auf- oder abwärts), deren Schnittfläche der Wachsthumsachse näher liegt, wie Fig. 68 *C, D*.

Spaltet man eine Wurzel einfach, ohne die eine Hälfte wegzunehmen, und befestigt sie dann mit horizontaler Schnittfläche in Luft, so krümmen sich meist beide Hälften (wie Fig. 69 *A*) abwärts; denn indem sie sich gegen einander zu stemmen suchen, wird das Abwärtsstreben (Einwärtskrümmung) der oberen durch den Geotropismus unterstützt, die Aufwärts- (hier Einwärts-) krümmung der unteren aber durch den Geotropismus geschwächt. Sehr häufig wächst die obere Hälfte solcher Wurzeln stärker

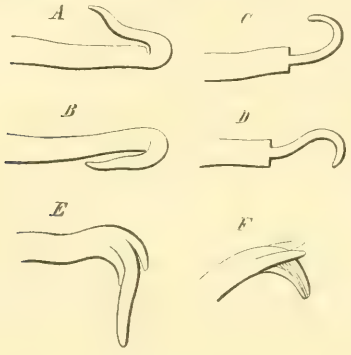


Fig. 68.
Gespaltene Wurzeln von Faba in feuchter Luft. Die gespaltene Region anfangs 5 mm lang.

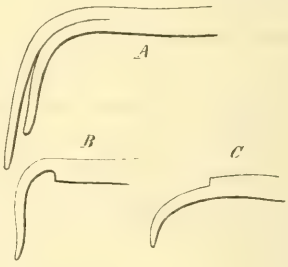


Fig. 69.
Gespaltene Wurzel von Faba in lockerer Erde; anfängliche Länge der Spaltung 5 mm.

in die Länge als die untere; diese Erscheinung kann nicht allein Folge unsymmetrischer Spaltung sein, da dann bei grosser Zahl von Objekten auch das Gegentheil häufiger, als es geschieht, vorkommen müsste; man darf daher annehmen, dass auch symmetrisch halbirte Wurzeln sich so verhalten; es wird dies auch dadurch bestätigt, dass auch nach Wegnahme einer Hälfte, wie bei Fig. 68 *A, B* die sich abwärts krümmende *B* meist stärker wächst als die sich aufwärtskrümmende *A*. Diese Thatsachen zeigen, dass das Wachsthum der Rinde, und in Folge dessen der ganzen Längshälfte, beschleunigt wird, wenn sich die Rinde über dem Strang, dass es verlangsamt wird, wenn sich die Rinde unter dem Strang befindet. Dies ist schon aus der Krümmung ganzer Wurzeln zu schliessen; diese Beobachtungen zeigen jedoch, was dort nicht zu sehen war, dass die beiden Hälften in dieser Beziehung unabhängig von einander sind.

Deutlicher als an den in feuchter Luft wachsenden halbirten Wurzeln spricht sich dieses Verhalten in feuchter, lockerer Erde aus. Lässt man beide gespaltene Hälften über einander liegen, so findet man sie nach 24 Stunden in der grossen Mehrzahl der Fälle abwärts gekrümmt wie Fig. 69 *A*; nimmt man die eine Hälfte weg, so krümmt sich die mit der Schnittfläche abwärts gekehrte immer abwärts (Fig. 69 *B*); die mit der Schnittfläche oben liegende krümmt sich meist schwächer abwärts oder sie bleibt fast gerade (Fig. 69 *C*). Bei diesem Verhalten, welches mit dem in Luft anscheinend nicht stimmt, ist offenbar der Widerstand der Erde betheiligt; bei der mit dem Schnitt abwärts gekehrten Hälfte wird dieser Widerstand durch die kombinirte Kraft der Einwärtskrümmung und des Geotropismus überwunden, bei der mit dem Schnitt oben liegenden, wird die Aufwärtskrümmung (d. h. Einwärtskrümmung) durch die Erde gehindert und der Geotropismus, der für sich allein nicht stark genug wäre, bewirkt eine, wenn auch schwächere Krümmung nach unten.

§ 31. Eine Nachwirkung der begonnenen geotropischen Aktion wird von Frank und Ciesielski[1]) angegeben. Der erste sagt: „Werden Erbsenkeimpflänzchen mit geraden Wurzeln in einem Winkel von 45° mit dem Horizonte schräg aufwärts gerichtet im dunkeln Raum aufgestellt, in dieser Stellung etwa 2—4 Stunden belassen, und wenn die Abwärtskrümmung der Spitzen noch nicht eingetreten oder nur schwach angedeutet ist, in eine obere und untere Hälfte aufgespalten, so krümmt sich in Wasser gebracht, nach einiger Zeit die dem Zenith zugekehrt gewesene Längshälfte in einem Bogen von 90° und darüber derart, dass die Schnittfläche konkav wird, während die andere Hälfte die ursprüngliche Richtung beibehält oder sich nur schwach nach innen krümmt," was nach 1/4 Stunde bis nach einigen Stunden geschieht.

Nach Ciesielski genügt es, eine Wurzel 4—8 Stunden gewaltsam in horizontaler Stellung festzuhalten, „am besten durch Befestigung an einem horizontalen Brett und sie darauf so umzukehren, dass die früher gegen den Zenith gekehrte Seite, jetzt gegen den Nadir zu liegen kommt, um nach kurzer Zeit zu sehen, dass die Prädisposition zur Abwärtskrümmung in der Wurzel bei der früheren Stellung vorhanden war, da sich in diesem Fall die Wurzel aufwärts krümmt, d. h. mit der früher dem Zenith zugekehrten Kante konvex wird".

Trotz der grossen Zahl meiner in dieser Richtung angestellten Versuche ist es mir doch nicht gelungen das Vorhandensein einer derartigen Nachwirkung zweifelfrei zu machen.

Bei einer Reihe von Versuchen wurden Fabakeime hinter Glaswand in lockere Erde horizontal gelegt und nach 2—3 Stunden, wenn die erste

[1]) Frank, Beiträge, p. 46. — Ciesielski, Dissertation, p. 24, 29.

Andeutung einer Abwärtskrümmung eingetreten war, der mit Deckel verschlossene Kasten umgekehrt (für Unbeweglichkeit der Erde dabei war gesorgt); in der grossen Mehrzahl der Fälle glich sich die bereits eingetretene Krümmung einfach aus und nach einigen Stunden trat eine neue Abwärtskrümmung ein; war die Krümmung vor der Umkehrung schon etwas beträchtlicher, so wurde sie nicht mehr ausgeglichen, sondern das jüngere vor ihr liegende Stück krümmte sich abwärts, so dass die Wurzel einige Stunden nach der Umkehrung die Form eines langgezogenen liegenden ∞ zeigte. In einigen wenigen Fällen jedoch fand ich die vor der Umkehrung angedeutete Krümmung 3—4 Stunden später weiter ausgebildet, die durch die Umkehrung des Kastens nach unten gekommene Konvexität war beträchtlich gesteigert; in einem Falle hatte die so in umgekehrter Lage ausgebildete Krümmung einen Krümmungsradius von 15 mm bei etwa 50^0 Bogenlänge, in einem anderen einen Krümmungsradius von 10 mm bei 80^0 Bogenlänge; die auf solche Art aufgerichtete Wurzelspitze krümmte sich jedoch später abwärts, wodurch auch hier die S-Form erzielt wurde.

Noch ungünstiger fielen die Versuche mit Wurzeln aus, deren Abwärtskrümmung ähnlich, wie bei Ciesielski durch eine horizontale, feste Unterlage gehindert war, als welche ich jedoch nicht ein Brett, sondern eine Glasplatte benutzte. Die Fabakeime wurden zunächst ganz in der Art, wie in Fig. 62 befestigt. Die Glastafel blieb so lange horizontal in Wasser liegen, bis die Wurzeln den ersten Anfang der Krümmung zeigten, so dass die Konkavität derselben eine Höhe von 0,5—2,0 mm über der Platte erreichte. Nach dieser Vorbereitung, die meist 2—3 Stunden erforderte, wurden die Glasplatten mit den Keimen in zweierlei Art behandelt; in einer Versuchsreihe wurde die Platte umgekehrt auf ein weites, mit Wasser theilweise gefülltes Cylinderglas so gelegt, dass sie dieses wie ein Deckel verschloss; die auf ihrer Unterseite liegenden Keime also in feuchter Luft sich befanden, sie blieben zu dem von dem ihnen anhängenden Wasser lange benetzt. In keinem einzigen Falle beobachtete ich in der umgekehrten Lage eine Steigerung der Krümmung, nach 2—3 Stunden war dagegen die entgegengesetzte Krümmung abwärts konkav eingetreten; war die Krümmung vor der Umkehrung stärker, hatte die Konkavität über der Platte 4—5 mm Höhe, so blieb diese jetzt unverändert, weil die betreffenden Zonen ausgewachsen waren, und die jüngeren Theile krümmten sich, der Wurzel die S-Form gebend, abwärts. — Bei einer anderen Versuchsreihe wurden die Glasplatten mit den Keimen senkrecht so in Wasser gestellt, dass die Wurzeln allein in dieses eintauchten und ihre Spitzen senkrecht abwärts gerichtet waren; hier trat in allen Fällen ohne Ausnahme binnen 1—2 Stunden Gradestreckung der gekrümmten Stelle ein, wenn die Konkavität vorher nur 0,5—2,0 mm Höhe über der Platte besass; die Wurzeln wuchsen der Platte angeschmiegt abwärts oder sie machten eine flache

Krümmung, konvex zur Glastafel. War jedoch die Krümmung anfangs stärker und hatte sie mehrere Stunden Zeit gehabt sich auszubilden, waren die gekrümmten Zonen also fast oder ganz ausgewachsen, bevor man die Tafel senkrecht in Wasser stellte, so blieb auch hier die Krümmung erhalten, nur der vor ihr liegende, jüngere Theil der Wurzel richtete sich gerade abwärts und wuchs ohne Krümmung an der Glastafel hinab.

Wenn bei diesen Versuchen ausserhalb der Erde überhaupt eine Nachwirkung der geotropischen Aktion vorkommen sollte, so müsste sie sehr gering sein und nur während der ersten kurzen Zeit nach der Umkehrung oder Senkrechtstellung der Wurzeln sich geltend machen; vielleicht würden feinere Messungsmethoden dergleichen erkennen lassen, vielleicht aber auch nicht. Dagegen ist aus meinen Versuchen ein anderes, nicht unwichtiges Resultat zu entnehmen; dass nämlich die konkav gewordene Seite, wenn die Krümmung noch nicht zu weit vorgeschritten war, nach der Umkehrung oder Senkrechtstellung von Neuem stärker zu wachsen beginnt, wodurch die Krümmung ausgeglichen wird; dies ist besonders bei den vorher gekrümmten, dann senkrecht gestellten Wurzeln auffallend, denn hier wirkt die Schwere in longitudinaler Richtung auf die gekrümmte Stelle und auf allen Seiten der Achse ziemlich gleich; dennoch gleicht sich die Krümmung eben zu völliger Geradestreckung aus, was nur dadurch möglich ist, dass die konkave, also vorhin schwächer gewachsene Seite jetzt schneller in die Länge wächst, um den Ueberschuss des Längenwachsthums der konvexen auszugleichen.

Die angeführten Versuche Frank's habe ich nicht nachgemacht, da mir eine symmetrische Spaltung der Wurzel nach begonnener Krümmung fast unmöglich scheint; und nur eine ganz symmetrische, den axilen Strang genau halbirende Spaltung würde, wenn sie das von Frank angegebene Resultat liefert, beweisend sein. In die genannten Versuche von Ciesielski dürfte sich, wie ich fast vermuthen möchte, ein Nebenumstand eingeschlichen haben, der die begonnene Krümmung nach der Umkehrung steigern konnte; vielleicht waren seine Wurzeln nicht allseitig nass, das Brettchen aber feucht und die Wurzeln konnten so die Einwirkung feuchter Flächen erfahren, die ich im zweiten Heft, p. 212 der Arbeiten Bd. I beschrieben habe (vergl. unsere Abhandlung XXXVI).

Dass Wurzeln, wie es auch Stengel bei der Aufrichtung thun, zuweilen bei der Abwärtskrümmung mit der Spitze nicht bloss die vertikale Richtung erreichen, sondern über diese hinausgehend, sich sogar ein wenig rückwärts krümmen, könnte wohl, wie Ciesielski (p. 23) anzunehmen scheint, Folge einer geotropischen Nachwirkung sein, doch lässt sich diese sehr wichtige Erscheinung auch ganz anders deuten (vergl. unsere Abhandlung XXXV).

Würzburg, den 4. Dezember 1872.

XXXII.

Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln.

Fortsetzung zu XXXI.

1874.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. Bd. I, Heft IV, 1874.)

Nebenwurzeln der ersten Ordnung.

§ 32. Unter Nebenwurzeln der ersten Ordnung verstehe ich solche Wurzeln, welche unmittelbar aus einer Hauptwurzel oder aus einem Stammgebilde, z. B. aus Stengeln, Rhizomen, Knollen und Zwiebeln entspringen.

Die Wachsthumsverhältnisse derartiger Wurzeln und ihre durch Wachsthum vermittelten Reaktionen gegen äussere Eingriffe sind verschieden, je nach der Natur und Lebensweise der Pflanze und des Organs derselben, aus welchem sie als seitliche Auswüchse entspringen, um dann bestimmten Funktionen zu dienen, abwärts wachsend in die Erde einzudringen oder als Luftwurzeln Kletter- und Haftorgane darzustellen. Gegenstand der hier folgenden Mittheilungen sind jedoch ganz vorwiegend nur die aus senkrecht abwärts wachsenden Hauptwurzeln entspringenden Nebenwurzeln und im Zusammenhang mit dem im ersten Theil dieses Aufsatzes beschriebenen Beobachtungen beziehen sich die folgenden Angaben zunächst auf die Nebenwurzeln von Vicia Faba; doch wurden zum Vergleich auch Pisum sativum, Phaseolus multiflorus, Cucurbita Pepo, Zea Mais herbeigezogen. Diesen ähnlich verhalten sich die aus den Knollentrieben von Solanum tuberosum und aus den Zwiebeln von Allium Cepa, sowie die aus den Knoten abgeschnittener Halme von Phragmites arundinacea hervorkommenden Wurzeln, wenn auch immerhin leichtere Verschiedenheiten bei den genannten Arten sich geltend machen. Auffallend unterscheiden sich dagegen von den genannten die Luftwurzeln, welche näher zu beobachten ich Gelegenheit hatte, die verschiedener Aroideen besonders und einer Vitis-Art; die Luftwurzeln der Orchideen werden wahrscheinlich noch auffallendere Unterschiede darbieten,

die ich jedoch bisher aus Mangel an Material nur gelegentlich beobachten konnte. Jedenfalls steht so viel fest, dass es voreilig wäre, die hier von den gewöhnlichen, in Erde eindringenden Nebenwurzeln beschriebenen Eigenschaften ohne Weiteres auf echte Luftwurzeln zu übertragen; ich werde weiter unten Gelegenheit nehmen, auf die grosse Verschiedenheit in der Länge der wachsenden Region derselben gegenüber den Erdwurzeln hinzuweisen, da ich gerade in dieser Beziehung Gelegenheit hatte, einige Beobachtungen im Laufe der letzten Jahre zu machen; was dagegen die sonstigen Besonderheiten der als Kletter- und Haftorgane dienenden Luftwurzeln betrifft, so muss ich die Vervollständigung meiner Beobachtungen noch weiter hinausschieben.

Die Beschränkung auf das oben angedeutete engere Gebiet erschien schon insofern geboten, als auch die Beobachtung der aus Hauptwurzeln entspringenden Nebenwurzeln so gemeiner Pflanzen, die man leicht in Hunderten und Tausenden von Exemplaren kultiviren kann, mit manchen Weitläufigkeiten und unerwarteten Schwierigkeiten verbunden ist, welche oft die Geduld des Beobachters auf eine harte Probe stellen; es wird nöthig selbst für Fragen der einfachsten Art zahlreiche Pflanzen zu kultiviren und immer wiederholt bald diese bald jene Kleinigkeit an den Versuchen zu korrigiren, und hat man zufällig nicht Pflanzen im richtigen Entwicklungsstadium zur Hand, so vergehen vier bis acht Tage bis das Beobachtungsmaterial von Neuem beschafft ist. Die hier mitgetheilten Resultate sind aus Beobachtungen gewonnen, welche in den Frühjahrsmonaten 1872, 1873 und 1874 angestellt wurden; ein Theil derselben ist übrigens schon in der dritten Auflage meines Lehrbuchs und in der vierten (p. 812 und 816) verwerthet worden.

§ 33. Betreffs der morphologischen, zumal der Stellungsverhältnisse der Nebenwurzeln an ihrer Hauptwurzel darf ich das hier Nöthige als hinlänglich bekannt voraussetzen. Was speziell die Zahl der Nebenwurzelreihen an einer Hauptwurzel betrifft, so ist darüber bei Du Clos (Ann. d. sc. nat. 1852 T. 18) und in meiner Abhandlung „Ueber die gesetzmässige Stellung der Nebenwurzeln“ (Oktoberheft der Sitz.-Ber. der Wiener Akad. 1857) das Nöthige mitgetheilt. Hier will ich nur kurz hervorheben, dass bei Vicia Faba regelmässig 5 Orthostichen von Nebenwurzeln an einer Hauptwurzel vorhanden sind, nämlich zwei auf der Rückenseite, eine vorn und je eine rechts und links unterhalb der Kotyledonen; bei Pisum sativum sind drei Orthostichen: Eine hinten und je eine rechts und links nach vorn gewendet vorhanden. Bei Phaseolus multiflorus stehen so wie bei Cucurbita Pepo die vorhandenen vier Nebenwurzelreihen rechtwinklig gekreuzt gegen einander, d. h. je eine vorn und hinten und je eine rechts und links unter den Kotyledonen; undeutlicher und viel zahlreicher stehen die Nebenwurzelreihen an der Hauptwurzel von Zea Mais. — Die Entstehungsfolge der Nebenwurzeln an einer Hauptwurzel ist bekanntlich akropetal, von der

Wurzelbasis nach der Spitze hin fortschreitend und niemals beobachtet man während der Keimungszeit und während der ersten Vegetationsperiode adventive Wurzeln, welche zwischen den schon vorhandenen in einer Orthostiche oder gar zwischen den Orthostichen entstehen; dagegen ist hier hervorzuheben, dass sehr häufig Nebenwurzeln auch aus dem hypokotylen Stammgliede, besonders bei Phaseolus multiflorus und Cucurdita entspringen, die sich zwar mit den anderen in Reihen stellen, sich aber, wie wir später sehen werden, bezüglich ihrer Wachsthumsrichtung von ihnen unterscheiden. — Die Grenze zwischen Wurzelbasis und hypokotylem Glied verlege ich für unsern vorliegenden Zweck an diejenige Stelle, wo die Bildung der Wurzelhaare beginnt; wie ich schon vor vielen Jahren mittheilte, lässt sich diese Grenze auch dadurch sehr leicht auffallend sichtbar machen, dass man die Pflanze in eine sehr verdünnte Lösung von übermangansaurem Kali legt, wo sich alsdann nur die nicht kutikularisirte Wurzeloberfläche durch Niederschlag von Braunstein bräunt.

Die akropetale Entstehungsfolge der Nebenwurzeln an einer Hauptwurzel bringt es mit sich, dass man in einem mittleren Entwicklungszustand der Keimpflanzen Nebenwurzeln der verschiedensten Alterszustände antrifft: während die oberen an der Wurzelbasis schon mehrere Centimeter lang sind, beginnen die untersten eben die Rinde der Hauptwurzel zu durchbrechen. Denkt man sich in diesem Zustand die Spitzen sämmtlicher Nebenwurzeln einer Reihe durch Linien, diese aber durch Flächen verbunden, so zeigt das ganze Wurzelsystem ungefähr den Umriss einer dreiseitigen, vier- oder mehrseitigen Pyramide, deren Spitze nach unten gekehrt ist. Indessen finden sich innerhalb der Orthostichen gewöhnlich einzelne kürzere oder auffallend längere Nebenwurzeln als ihrer Reihenfolge entspricht. Wenn die Hauptwurzel während einiger Tage eine gewisse, wenn auch nicht streng begrenzte aber doch der Spezies eigenthümliche Anzahl von Nebenwurzeln erzeugt hat, so pflegt sie dann noch lange weiter fortzuwachsen, ohne dass sie neue Nebenwurzeln bildet, die Hauptwurzel erscheint dann unterhalb der mit Nebenwurzeln besetzten Region als ein einfacher, nicht selten zehn bis zwanzig Centimeter langer Faden.

§ 34. Die zu den Kulturen benutzten Apparate, Beobachtungs- und Messungsmethoden waren in der Hauptsache die schon im § 2—8 bei den Hauptwurzeln beschriebenen, nur dass hier der Natur der Objekte entsprechend manche Abänderungen getroffen werden mussten. Abgesehen von manchen, fast selbstverständlichen Einzelheiten will ich nur hervorheben, dass in solchen Fällen, wo es darauf ankommt die Nebenwurzeln in umgekehrter oder schiefer Richtung der Einwirkung der Schwere oder der Centrifugalkraft auszusetzen, die Hauptwurzel vorher soweit entwickelt sein muss, dass derjenige Theil derselben, welcher im Stande ist Nebenwurzeln zu bilden, sein Längenwachsthum beendigt hat und also selbst keine Krümmung mehr macht. Dies ist

nun ohnehin der Fall, wenn man die Pflanze vor dem Versuch soweit wachsen lässt, dass die Mehrzahl der Nebenwurzeln bereits äusserlich sichtbar ist, denn die jüngsten untersten Nebenwurzeln sind immer um viele Centimeter von der Hauptwurzelspitze entfernt. — Wenn es darauf ankommt, die Nebenwurzeln in Erde wachsend in einem Glaskasten wie Fig. 50 C hinter einer Glaswand zu beobachten, so kann man die Keimpflanzen, wenn die Hauptwurzeln zunächst senkrecht hinabwachsen sollen, schon in frühester Jugend in die Erde bringen, es ist jedoch zuweilen bequemer, die Keimung in Sägespänen soweit fortschreiten zu lassen, dass die Hauptwurzel vor dem Einpflanzen in die Erde 6—8 cm lang ist. Letzteres ist immer dann nöthig, wenn man wissen will, in welcher Weise die Nebenwurzeln aus der Hauptwurzel auftreten, während die letztere horizontal oder schief liegt.

Gewöhnlich sieht man aus der in Erde hinter der Glaswand liegenden Hauptwurzel zwei Reihen von Nebenwurzeln nach rechts und links ausstrahlen, welche meist in ihrem ganzen Verlauf deutlich sichtbar sind; die übrigen ganz in die Erde eindringenden entziehen sich natürlich der Beobachtung. Man kann bei der Einpflanzung die Vorsicht brauchen, der Hauptwurzel eine solche Stellung zur Glaswand zu geben, dass die später hervorbrechenden Nebenwurzeln ohnehin rechts und links vom Beschauer liegen; diese Vorsicht ist indessen kaum nöthig, da solche Nebenwurzeln, welche bei ihrem Austritt aus der Hauptwurzel auf die Glaswand zu wachsen mit seltenen Ausnahmen, seitlich umbiegen, und an ihr so hinwachsen, als ob sie gleich anfangs parallel mit der Glaswand hervorgekommen wären. — Weitere die Behandlung der Pflanzen betreffende Einzelheiten werde ich im Laufe der Darstellung noch hervorheben. Hier will ich vorläufig noch bemerken, dass bei den Figuren der Deutlichkeit und Einfachheit wegen gewöhnlich nur zwei Wurzelreihen oder nur eine derselben gezeichnet worden sind, oder dass überhaupt nur einige Nebenwurzeln einer Hauptwurzel abgebildet wurden; bei den in Erde wachsenden (hinter einer Glaswand) boten sich die Objekte ohnehin in dieser Weise der Nachbildung dar, und bei den im Wasser oder in feuchter Luft gewachsenen Wurzelsystemen würde die Darstellung solcher Nebenwurzeln, welche dem Beschauer zu- oder abgekehrt sind, perspektivische Ansichten ergeben haben, welche überall da, wo es sich um Richtungsverhältnisse handelt, leicht zu Missverständnissen Anlass geben konnten.

§ 35. Das Wachsthum der Nebenwurzeln in feuchter Luft, in Wasser und in Erde zeigt ähnliche Verschiedenheiten, wie das der Hauptwurzeln; ich habe sie nicht gerade zum Gegenstand ausführlicher messender Beobachtungen gemacht, sondern nur bei meinen zahlreichen Experimenten insoweit beachtet, als davon der Erfolg der Versuche abhängt, bei denen je nach Umständen die Nebenwurzeln bald in feuchter Luft, in Wasser oder in Erde sich entwickeln müssen. Als Hauptsache ist das bereits von den

Hauptwurzeln Mitgetheilte auch hier hervorzuheben, dass bei längerer Dauer das Längenwachsthum der Nebenwurzeln in feuchter Luft langsamer als im Wasser, und in diesem langsamer als in feuchter Erde ist, dass besonders in feuchter Luft das Längenwachsthum auch viel früher erlischt. Auch hier kann durch häufige Benetzung der in feuchter Luft befindlichen Nebenwurzeln

Fig. 70.

Vicia Faba; bei *w* das Wasserniveau im Kulturcylinder; die Nebenwurzeln oberhalb *w* in feuchter Luft, die unterhalb *w* in Wasser gewachsen.

jedoch die Geschwindigkeit und die Dauer des Wachsthums beträchtlich begünstigt werden. Einen Vortheil, den die Hauptwurzel nicht bietet, kann man bei Versuchen insofern gelegentlich benutzen als es möglich ist, beinahe horizontal ausstrahlende Nebenwurzeln oberhalb einer Wasserfläche in feuchter Luft ohne Benetzung lange Zeit fortwachsen zu lassen, weil ihnen die in das

Wasser hinabtauchende Hauptwurzel Wasser zuführt; übrigens zeigt sich dabei, dass die Benetzung doch im hohem Grade begünstigend auf das Wachsthum der Nebenwurzeln auch dann einwirkt, wenn nicht nur die Hauptwurzel, sondern auch tiefere Nebenwurzeln in das Wasser hinabtauchen; von diesem Verhalten mag zunächst Fig. 70 ungefähr eine Vorstellung geben, wo *w* das Wasser-Niveau in einem der Kulturcylinder, wie er in Fig. 50 *A* abgebildet ist, angiebt. Die hier abgebildete Pflanze war in demselben befestigt worden, als die oberen Nebenwurzeln schon 10—15 mm, die jetzt im Wasser vorhandenen noch gar nicht sichtbar waren; nach sechs Tagen, zu der Zeit, wo das Wurzelsystem abgebildet wurde (Temperatur 18—20° C.), waren die älteren in feuchter Luft entwickelten Wurzeln nur 30—50 mm lang, während die jüngeren innerhalb des Wassers schon 140—160 mm Länge erreicht hatten. Ganz ähnlich verhalten sich die aus der Hauptwurzel von Zea Mais entspringenden Nebenwurzeln. Befestigt man dagegen eine Keimpflanze so in einem Kulturcylinder, dass die 6—10 cm lange Hauptwurzel horizontal etwa 3—4 mm hoch über dem Wasserniveau schwebt, so entwickeln sich die Nebenwurzeln aus der Oberseite aufwärts in die Luft hinein, während die aus der Unterseite entspringenden sehr bald in das Wasser hinabtauchen; in diesem Falle sind die Wurzeln, welche in Luft, und die, welche in Wasser tauchen, von gleichem Alter; in den ersten Tagen bemerkt man noch keinen sehr beträchtlichen Unterschied; nach 3—6 Tagen ist dieser jedoch sehr auffallend: in einem derartigen Fall z. B. waren die in die Luft hinaufgewachsenen Nebenwurzeln nur 25—30 mm, die in das Wasser hinabwachsenden bis 120 mm lang. So beträchtlich ist der Unterschied im Wachsthum, in feuchter Luft und Wasser jedoch nur dann, wenn die in Luft befindlichen Wurzeln entweder gar nicht oder nur nach einigen Tagen benetzt werden; werden sie täglich 2—3 mal oder noch öfter benetzt, oder lässt man sie täglich einmal eine halbe bis eine ganze Stunde in Wasser verweilen, dann wird die Wachsthumsfähigkeit in hohem Grade gesteigert, was zumal für Beobachtungen am Rotationsapparat sehr vortheilhaft ist, da dort einige der wichtigsten Fragen zu entscheiden sind, obgleich man genöthigt ist, die Nebenwurzeln in feuchter Luft wachsen zu lassen.

Partialzuwachse und Länge der wachsenden Region.

§ 36. Bei den aus Hauptwurzeln entspringenden Nebenwurzeln lassen sich die Partialzuwachse und die Länge der wachsenden Region nur dann beobachten, wenn sie sich in Luft oder Wasser entwickeln, da es kaum thunlich ist, eine mit Theilstrichen markirte Nebenwurzel sammt ihrer Hauptwurzel so in Erde zu bringen, dass die Markirung hinter der Glaswand deutlich sichtbar bleibt, ohne die Nebenwurzel selbst bei dieser Manipulation zu beschädigen, was bei der geringen Dicke derselben nur zu leicht stattfindet. Schon die Markirung mit Tuschestrichen ist unbequem und muss in

kurzer Zeit vollbracht werden, jenes, weil die dicke Hauptwurzel und die Kotyledonen eine zweckmässige Lage der Pflanze für die Markirung hindern, Letzteres, weil die Nebenwurzeln soweit abgetrocknet werden müssen, um die Tuschestriche fest zu halten, wobei jedoch wegen ihrer geringen Dicke leicht ein zu grosser Wasserverlust und dem entsprechende Kontraktion, wenn nicht gar eine weitergehende Beschädigung eintritt. Diese Uebelstände lassen sich nicht wohl beseitigen und führen allerdings zu Ungenauigkeiten, die aber, wie die Resultate ergeben, nicht weiter ins Gewicht fallen, insofern nämlich die ohnehin auch hier etwas variable Länge der wachsenden Region und die Lage der am stärksten wachsenden Querzone deutlich genug hervortreten, um einerseits die Vergleichung mit der Hauptwurzel, andererseits die Beziehungen dieser Thatsachen zu den geotropischen Krümmungen durchführen zu können; wie aus folgenden Beispielen zu ersehen ist.

Nebenwurzeln von Vicia Faba in Wasser.

Bei zwei Keimpflanzen, deren Hauptwurzeln bis zur Basis in Wasser tauchten, wurden an je einer der obersten Nebenwurzeln 10 Zonen von je 1 mm Länge mit chinesischem Tusche markirt, so dass die Zone I an der Spitze auch den vor dem Vegetationspunkt gelegenen Theil der Wurzelhaube mit enthielt. Die Nebenwurzel A war zu dieser Zeit erst 13, die B 26 mm lang.

Zuwachse in 23 Stunden bei 17°—20° C.

Zone	Wurzel A—B.	
X	0,0 mm	0,0 mm.
IX	0,0 „	0,0 „
VIII	0,0 „	0,0 „
VII	0,0 „	0,0 „
VI	0,0 „	0,3 „
V	0,4 „	0,5 „
IV	1,2 „	1,3 „
III	**4,5** „	**4,0** „
II	2,5 „	1,2 „
Spitze I	0,4 „	0,3 „
Gesammtzuwachs	9,0 mm	7,6 mm.

Nach den in § 17 dargelegten Gesichtspunkten war die wachsende Region bei A länger als 4 und kürzer als 5, bei B länger als 5 und kürzer als 6 mm; das Maximum der Partialzuwachse lag innerhalb der dritten Millimeterzone, oder ungefähr 2,5 mm von der Spitze der Wurzelhaube entfernt, und wenn man, wie ich aus einigen Messungen schliessen darf, die Lage des Vegetationspunktes ungefähr 0,4—0,5 mm hinter der Haubenspitze annimmt, so lag das Zuwachsmaximum ungefähr 2 mm hinter dem Vegetationspunkt; hätte die Messung jedoch nach kürzerer Zeit statt-

gefunden, so wäre das Zuwachsmaximum vielleicht um etwas entfernter von der Spitze gefunden worden (vergl. § 19).

Nebenwurzeln von Vicia Faba in Luft.

An einer Keimpflanze wurden zwei der oberen Nebenwurzeln A von 12, B von 15 mm Länge so markirt, dass der erste Strich dem Vegetationspunkt nahezu entsprach; Zonen je 1 mm lang. Die Hauptwurzel tauchte so tief in das Wasser, dass die beobachteten Nebenwurzeln nur mehrere Millimeter über dem Niveau in der feuchten Luft schwebten und durch gelegentliche Bewegung des Wassers leicht benetzt wurden.

Zuwachse in 24 Stunden bei 17° C.

Zone	Wurzel A—B.	
X	0,0 mm	0,0 mm
IX	0,0 „	0,0 „
VIII	0,0 „	0,0 „
VII	0,3 „	0,0 „
VI	0,3 „	0,2 „
V	0,6 „	0,3 „
IV	1,6 „	1,0 „
III	**4,0** „	**4,5** „
II	2,5 „	4,5 „
Spitze I	0,5 „	0,8 „
Gesammtzuwachs	9,8 mm	11,3 mm

Die Länge der wachsenden Region war also bei A grösser als 6 und kleiner als 7 mm, bei B grösser als 5 und kleiner als 6 mm. Das Maximum der Partialzuwachse lag bei A ungefähr 2,5 mm hinter dem Vegetationspunkt, bei B erscheint es in Folge des stärkeren Wachsthums nach 24 Stunden bereits an die Grenze der zweiten Zone vorgerückt; hätte man früher gemessen, so wäre voraussichtlich das Maximum auch hier in der dritten Millimeterzone gefunden worden (§ 19).

Phaseolus multiflorus.

Nebenwurzel in Wasser (ursprünglich 12 mm lang). Zuwachs in 15 Stunden bei 24—25° C.

Zonen urspr. = 1 mm	
V	1,0 mm
IV	2,5 „
III	**8,0** „
II	4,0 „
Spitze I	0,5 „
Gesammtzuwachs	16,0 mm

Die wachsende Region war also jedenfalls länger als 4, wahrscheinlich sogar länger als 5 mm und das Maximum der Zuwachse lag ungefähr 2,5 mm hinter dem Vegetationspunkt.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit den bei der Hauptwurzel von Faba und Phaseolus in § 17—19 angegebenen Zahlen, so ist zunächst zu beachten, dass auch bei der Hauptwurzel die Länge der wachsenden Region nicht konstant ist, um 2—3 mm schwanken kann, dass also eine genauere Vergleichung nur dann gemacht werden könnte, wenn man für die Nebenwurzeln wie für die Hauptwurzeln Mittelwerthe aus sehr zahlreichen Beobachtungen besässe. Indessen lässt sich doch soviel sagen, dass bei den Hauptwurzeln der genannten Pflanzen häufig genug noch die 9. und selbst die 10. Millimeterzone im Wachsen begriffen ist, während ich bei den Nebenwurzeln höchstens noch an der 7. Millimeterzone einen Zuwachs fand. Dem entsprechend scheint auch die Stelle des stärksten Zuwachses der Nebenwurzeln nicht leicht über die dritte Zone hinaus zu liegen, während sie bei Hauptwurzeln bis in der 5. und 6. Millimeterzone hinter dem Vegetationspunkt gefunden wird. Hierüber, wie über die Steilheit der Kurve der Partialzuwachse werden noch zahlreichere Messungen zu entscheiden haben. Ich begnüge mich mit dem hier Mitgetheilten, da es zum Verständniss der weiter unten beschriebenen Erscheinungen hinreicht.

Nachträglich habe ich noch zu erwähnen, dass auch bei den Nebenwurzeln, wie ich es früher bei den Hauptwurzeln beschrieben habe, die ausgewachsenen Querzonen sich nachträglich nicht unbeträchtlich verkürzen, wenn die Nebenwurzeln in feuchter Luft sich entwickeln.

§ 37. Obgleich ich nicht beabsichtige, mich hier mit den Luftwurzeln ausführlicher zu beschäftigen, will ich doch nicht versäumen, einige Messungen mitzutheilen, welche ich an Luftwurzeln von Aroideen und von Vitis velutina zu machen Gelegenheit hatte; es zeigte sich nämlich, dass die Länge der wachsenden Region eine unerwartet grosse ist; selbst mehr als zehnmal so gross, als bei den Erdwurzeln. Diese Beobachtungen wurden jedoch nur an frei in die Luft hinauswachsenden oder herabhängenden Wurzeln gemacht; ob sich die Verhältnisse ändern, wenn sie in die Erde eindringen, oder sich an feste Körper anschmiegen und an diesen hinwachsen, wird sich an besserem und reicherem Material, als mir zur Verfügung stand, entscheiden lassen.

Monstera deliciosa. (1872 September).

Die beobachteten Luftwurzeln entsprangen unter dem Gipfel des Stammes eines grossen Exemplars, welches damals im Kalthaus stand. Die Wurzeln A—D waren bereits 1 bis 1,5 m lang und hingen herab, die E hatte sich erst bis auf 15 cm verlängert und wuchs unter ungefähr 45°

schief abwärts. — Die erste der je 10 mm langen Querzonen beginnt mit der Spitze der Wurzelhaube.

Zonen à 10 mm. Zuwachse in 24 Stunden. — Mitteltemp. 19,4° C.

	A	B	C	D	E
	9 mm	3,5 mm	2,8 mm	4,0 mm	9 mm dick
VIII	0,5 „	0,0 „	0,0 „	0,0 „	0,0 „
VII	1,0 „	0,0 „	0,0 „	0,0 „	0,0 „
VI	1,5 „	0,0 „	0,0 „	2,0 „	0,0 „
V	1,5 „	0,0 „	1,0 „	**4,0** „	1,0 „
IV	3,0 „	1,0 „	3,5 „	3,5 „	**3,0** „
III	**4,0** „	4,0 „	**4,5** „	3,5 „	2,5 „
II	1,0 „	4,0 „	4,0 „	3,0 „	2,5 „
Spitze I	1,0 „	2,0 „	4,0 „	3,0 „	1,0 „
Gesammtzuwachs	13,5 mm	11,0 mm	17,0 mm	19,0 mm	10,0 mm

Demnach war die Länge der wachsenden Region bei

A über 70 mm
B „ 30 „
C „ 40 „
D „ 50 „
E „ 40 „

Nehmen wir an, dass die Maxima der Partialzuwachse in der Mitte der entsprechenden Zonen liegen, so findet sich die Stelle des raschesten Wachsthums

bei A ungefähr 25 mm hinter der Spitze
„ B „ 20 „ „ „ „
„ C „ 25 „ „ „ „
„ D „ 45 „ „ „ „
„ E „ 35 „ „ „ „

Wie die Länge der wachsenden Region ist also auch die Entfernung der Stelle des Maximalzuwachses bei diesen Luftwurzeln ungefähr 10 mal so gross, wie bei den in Erde wachsenden Nebenwurzeln. — Mit der Länge der Strecke, auf welche sich das Wachsthum hier vertheilt, hält jedoch die Ausgiebigkeit desselben nicht gleichen Schritt; die Gesammtzuwachse sind denen von Erdwurzeln ungefähr gleich, und da sie auf eine ungefähr 10 mal so lange Strecke vertheilt sind, so folgt, dass gleichlange, homologe Zonen dieser Luftwurzeln nur ungefähr ein Zehntel des Zuwachses der Erdwurzeln zeigen würden. Dies tritt besonders deutlich hervor, wenn wir die Grösse des Zuwachses in denjenigen Zonen vergleichen, wo die Maximalwerthe liegen; sie ist bei Faba wie p. 590 und p. 591 zeigen, bei den Erdwurzeln 4,0—4,5 mm in 24 Stunden, bei den Luftwurzeln 3—4,5 in demselben

Zeitraum und bei ähnlicher Temperatur; aber dieser Zuwachs vertheilt sich bei Faba auf eine Zone von ursprünglich 1 mm; bei den Luftwurzeln auf eine Zone von ursprünglich 10 mm Länge. Wir können dieses Ergebniss auch so ausdrücken, die Kurve der Partialzuwachse der beobachteten Luftwurzeln ist viel flacher, als die der Erdwurzeln. — Indessen trifft diese Vergleichung eben nur die unmittelbar vorliegenden Beobachtungen; eine tiefer eindringende Untersuchung würde die Luftwurzeln und die Erdwurzeln in gleich feuchter Luft und bei den respektiven Optimaltemperaturen vergleichen müssen. — Zu ähnlichen Betrachtungen führen übrigens auch die folgenden Messungen.

Philodendron Selloum.

Ein kräftiges Exemplar dieser Art mit sechs grossen, ungefähr 1 m langen Blättern und einem 10 cm aus der Erde hervorragenden Stamme, aus welchem sieben Luftwurzeln von 7 bis 10 mm Dicke entsprangen, wurde in das Zimmer genommen; die längste und dickste Luftwurzel von ungefähr 90 cm Länge wurde von der Spitze aus in Zonen von je 5 mm Länge eingetheilt und dann die markirte Endregion in einen Kasten mit Glaswänden, dessen Luft feucht gehalten wurde, eingeführt; das Licht blieb von der beobachteten Stelle der Wurzel ausgeschlossen.

Zonen à 5 mm.	Zuwachse in 24 St. bei 17,5—20,0° C.
X	0,0 mm
IX	0,3 „
VIII	0,4 „
VII	1,0 „
VI	1,2 „
V	**2,0** „
IV	1,7 „
III	1,0 „
II	1,0 „
Spitze I	0,8 „
Gesammtzuwachs	9,4 mm

Dieselben Zonen zeigten ferner folgende Zuwachse in je 24 Stunden:

	am zweiten Tag bei 19,1—20,8° C.	am dritten Tag bei 20,0—22,0° C.
X	0,0 mm	0,0 mm
IX	0,0 „	0,0 „
VIII	0,2 „	0,0 „
VII	0,5 „	0,0 „
VI	1,3 „	0,5 „

	Zuwachs in je 24 Stunden:	
	am zweiten Tag	am dritten Tag
	bei 19,1—20,8° C.	bei 20,0—22,0° C.
V	2,0 „	2,5 „
IV	2,8 „	3,5 „
III	**3,0** „	**5,0** „
II	2,0 „	3,5 „
	1,2 „	2,0 „
Gesammtzuwachs	= 13,0 mm	17,0 mm.

Die Wurzel war horizontal schwebend in den feuchten dunklen Raum eingeführt worden und hatte sich während der Beobachtungszeit schwach abwärts gekrümmt, nämlich so, dass am Ende der ersten 24 Stunden der Krümmungsradius der Oberseite 17 cm, am Ende des zweiten Tages 15 cm, am Ende des dritten 13 cm betrug; dabei erschien am Ende des ersten Tages das aus den Zonen I bis IV bestehende Stück fast genau als ein Kreisbogen, am Ende des dritten Tages aber erschien die nun verstärkte Krümmung nur noch an den Zonen III bis VI; die verlängerten Zonen I und II bildeten jetzt ein fast gerades schief abwärts gerichtetes Stück [1]).

Die Messungen wurden immer auf der konvexen Seite (Oberseite) der Wurzel gemacht. Sie zeigen, dass die Gesammtzuwachse mit der täglich zunehmenden Temperatur merklich steigen, ohne jedoch selbst bei einer Mitteltemperatur von nahezu 21° C. (am dritten Tag) mehr als 17 mm zu ergeben. Der geringe Gesammtzuwachs von 9,4 mm des ersten Tages vertheilt sich aber auf eine wachsende Region von mehr als 40 mm Länge, der Zuwachs von 13 mm am zweiten Tag vertheilt sich auf eine wachsende Länge von mehr als 56 mm, der Zuwachs 17 mm des dritten Tags auf eine solche von mehr als 59 mm Länge. — Man sieht aus diesen Angaben zugleich, dass die Länge der wachsenden Region derselben Wurzel nicht konstant ist, sondern mit der Grösse des Gesammtzuwachses zunimmt.

Das Maximum der Partialzuwachse lag in den ersten 24 Stunden in der fünften Zone, also um mehr als 20 mm von der Spitze entfernt. Entsprechend dem in § 19 Gesagten findet sich aber am Ende des zweiten und dritten Tages der grösste Zuwachs in der dritten Zone; da sich jedoch die Zonen I, II, III während dieser Zeit um die Summe ihrer Zuwachse verlängert haben, so zeigt sich bei näherer Betrachtung, dass die Stelle des stärksten Wachsthums dennoch auch jetzt noch um mehr als 20 mm hinter der Spitze liegt, ja es scheint, als ob sie jetzt, entsprechend der grösseren Länge der wachsenden Region sogar etwas weiter als am ersten Tage von der Spitze entfernt wäre.

---

[1]) Man vergl. wegen dieser Erscheinungen § 28 und ferner Flora 1873, No. 21.

Dass bei den Luftwurzeln der Aroideen die wachsende Region aber auch viel kürzer sein kann, als in den vorigen Fällen, zeigten mir zwei Wurzeln von Philodendron grandifolium, wo ich sie nur 10—15 mm lang fand, also nicht viel länger als an den Hauptwurzeln von Faba.

Ueberraschend war mir dagegen die ausserordentliche Länge der wachsenden Region bei zweien, im Gewächshaus ungefähr ein Meter lang herabhängenden 1 mm dicken Luftwurzeln von

Vitis velutina.

Zonen anfangs 10 mm lang	Zuwachse in 42 Stunden bei 14—15° C.	
	A	B
X	1,0 mm	0,0 mm
IX	1,0 „	0,6 „
VIII	1,8 „	1,7 „
VII	2,3 „	2,4 „
VI	2,3 „	3,1 „
V	2,8 „	3,5 „
IV	3,0 „	3,7 „
III	3,0 „	3,3 „
II	3,0 „	3,0 „
Spitze I	2,8 „	3,0 „
Gesammtzuwachs	23,0 mm	24,3 mm.

Die Länge der wachsenden Region betrug also bei A mehr als 90, vielleicht selbst mehr als 100 mm, bei B mehr als 80 mm. Die Stelle des raschesten Wachsthums ist aus der Tabelle nicht mehr zu erkennen, da in der zu langen Zeit von 42 Stunden die jüngeren Zonen Zeit gefunden haben, sich beträchtlich zu verlängern, worüber auf § 19 zu verweisen ist.

Geotropismus der Nebenwurzeln erster Ordnung.

§ 38. Eigenwinkel der Nebenwurzeln. Da es sich im Folgenden darum handelt, den Einfluss zu untersuchen, den die Gravitation und die Centrifugalkraft auf die Wachsthumsrichtung der Nebenwurzeln ausüben, so war vorher zu entscheiden, welche Richtung die Nebenwurzeln bei ihrem Wachsthum dann einschlagen, wenn sie der geotropischen Einwirkung, so wie jeder anderen äusseren, richtenden Ursache (z. B. dem Heliotropismus) entzogen sind, oder mit anderen Worten, es war zu untersuchen, welche Richtung die Nebenwurzeln bezüglich der Hauptwurzel einschlagen, wenn ausschliesslich die in der Pflanze selbst thätigen Wachsthumsursachen zur Geltung kommen.

Kommt es nun darauf an, die Richtung eines wachsenden Organs vom Heliotropismus unabhängig zu machen, so stehen zwei Wege offen:

1. man kann die ganze Pflanze oder das betreffende Organ während des Wachsens vom Licht ganz abschliessen oder 2. man kann dafür sorgen, dass das wachsende Organ von allen Seiten her gleichmässig beleuchtet wird. Diese allseitig gleichmässige Beleuchtung aber kann dadurch erreicht werden, dass man das einseitig einfallende Licht durch Spiegelung richtig vertheilt, oder dadurch, dass man die Pflanze langsam sich so drehen lässt, dass sie nach und nach alle Seiten dem einfallenden Licht zukehrt.

Handelt es sich dagegen um Ausschliessung geotropischer Krümmungen, so ist man nicht in der Lage, die Schwerkraft, gleich dem Licht, von der Pflanze abzuschliessen; es bleibt daher nur der andere Weg übrig, die Pflanze mit ihren wachsenden Organen so in drehender Bewegung zu erhalten, dass sie nach und nach von allen Seiten her dem Zug der Schwere in gleicher Weise ausgesetzt wird, so nämlich, dass das wachsende Organ niemals Zeit gewinnt, eine geotropische Krümmung nach dieser oder jener Richtung hin zu machen. Dass diese langsame Drehung um eine horizontale Drehungsachse stattfinden muss, versteht sich bei der vertikalen Richtung der Schwere von selbst; dagegen ist es ganz gleichgültig, in welcher Lage die Pflanzen an der Drehungsachse befestigt sind. Die drehende Bewegung muss so langsam sein, dass eine Centrifugalwirkung nicht zu Stande kommt; dies ist bei meinem bereits § 4 beschriebenen Apparat schon dadurch ausgeschlossen, dass die Drehung stossweise, den Schwingungen des Pendels am Uhrwerk entsprechend, stattfindet. Unerlässlich ist dagegen zur Erzielung reiner Ergebnisse, dass die Drehungsachse genau horizontal liegt und dass ihre Belastung allseitig gleich ist, um eine gleichmässige Drehung zu ermöglichen; läge der Schwerpunkt der zu drehenden Last ausserhalb der Achse, so würde die Drehung auf der Seite, welche das grössere Drehungsmoment besitzt, bei dem Aufsteigen langsamer als bei dem Absteigen erfolgen; die sich drehenden Pflanzen würden also der Erde die eine Seite länger als die andere zukehren und so nach längerer Zeit geotropische Krümmungen zeigen (Abh. XXXVII).

Bei meinen ersten derartigen Versuchen im Frühjahr 1872 befestigte ich die Keimpflanzen in einem aus Glastafeln zusammengesetzten Rezipienten, der hinten und vorn mit Korkscheiben geschlossen war und durch das Uhrwerk um eine horizontale Achse gedreht wurde. Da die Luft in einem solchen Recipienten niemals ganz mit Wasserdampf gesättigt ist, müssen die Pflanzen täglich ein- bis zweimal neu benetzt, die Drehung also unterbrochen werden. Später ersetzte ich diesen Glasrecipienten, der auch noch eine besondere Verdunkelung verlangte, durch eine leichte cylindrische Trommel von dünnem Zinkblech, die hinten und vorn mit Korkscheiben von kleinerem Durchmesser geschlossen war, durch welche die Drehungsachse hindurchging. In dieser Trommel waren die Pflanzen nicht nur gut verfinstert, sondern auch beständig in hinreichend feuchter Luft, da sie ein Quantum Wasser enthielt, welches die gleichmässige Drehung nicht hinderte. Zuletzt verwendete ich

jedoch eine einfachere Einrichtung, der ich vor den anderen den Vorzug gebe: die horizontale Drehungsachse wurde mit starker Reibung durch eine im Centrum durchbohrte Korkscheibe geschoben, die sich nun wie ein Rad in senkrechter Ebene drehte. Am Umfang derselben werden mit je zwei Nadeln die keimenden Samen oder die Keimpflanzen in verschiedenen Richtungen so befestigt, dass die Last annähernd gleich vertheilt ist, was bei der Stärke des Uhrwerks nicht allzu genau zu sein braucht. Unter dem rotirenden Kork steht ein grosses mit Wasser gefülltes Bassin so, dass die am Kork befestigten Pflanzen bei jeder Umdrehung einen Theil ihres Weges unter Wasser tauchend zurücklegen, dann aber frei in der Luft schweben. Da eine ganze Drehung ungefähr 18 Minuten dauert, und jede Pflanze etwa 1—2 Minuten in Wasser tauchte, so schwebte sie dann 16—17 Minuten in der Luft. So wird eine hinreichende Befeuchtung mit genügendem Luftzutritt für die Athmung zweckmässig verbunden.

Der ganze, ziemlich umfangreiche, auf einem tischähnlichen Gestelle befestigte Apparat steht in einem völlig verfinsterten kleinen Zimmer.

Da man in den Recipienten 10—12, an den Kork der letzten Einrichtung 15—20 keimende Bohnen der grössten Varietäten befestigen kann, so erhält man im Laufe von 3 - 5 Tagen nicht nur eine hinreichende Zahl von Beobachtungsobjekten, sondern man hat auch zugleich eine genaue Kontrolle darüber, ob die Rotation immer gleichmässig gewesen ist, wenn man die Keimpflanzen in den verschiedensten Richtungen gegen die Drehungsachse befestigt, so nämlich, dass die Wurzelspitzen der einen auswärts, die anderer einwärts, die noch anderer schief gegen oder parallel mit der Achse gerichtet sind, indem die einen Wurzelspitzen dem vorderen, die anderen dem hinteren Ende derselben zugekehrt sind. Bei dieser Einrichtung würde eine nicht horizontale Lage der Achse, oder eine nicht gleichmässige Rotation nach 1—2 Tagen sich dadurch verrathen, dass alle Hauptwurzelspitzen geotropische Krümmungen in gleichem Sinne zeigte. Bei keinem der von mir gemachten Versuche war dies der Fall; die Hauptwurzeln machen zwar gelegentlich Krümmungen, die aber von dem Einfluss der Schwere ganz unabhängige Nutationen sind. (Theorie des Klinostaten Abh. XXXVII).

Kommt es nun darauf an, die Richtung zu erfahren, in welcher die Nebenwurzeln aus der Hauptwurzel und dem hypokotylen Stengelglied hervorwachsen, wenn die langsame Rotation die geotropischen Krümmungen hindert, so müssen die Keimpflanzen schon vor dem Sichtbarwerden der Nebenwurzeln in Rotation versetzt werden; denn die Nebenwurzeln erfahren gerade bei ihrem Austritt aus dem Mutterorgan kräftige geotropische Krümmungen (s. unten Fig. 76).

Um ganz sicher zu gehen, ist es gerathen, die keimenden Samen schon dann in Rotation zu versetzen, wenn die Hauptwurzeln eben erst aus der Samenschale herausgetreten sind, zu einer Zeit also, wo die Nebenwurzeln

noch nicht angelegt oder doch in einem Zustand vorhanden sind, wo an eine geotropische Einwirkung noch nicht zu denken ist. Wenn es in diesem Falle auch nöthig ist, die Pflanzen 5—10 Tage (bei 18—25° C.) in Rotation zu erhalten, so hat man davon doch keine weitere Mühe, als das Uhrwerk täglich ein- bis zweimal aufzuziehen (das meinige läuft beinahe 24 Stunden). (Ueber dies Alles vergl. Theorie des Klinostaten Abh. XXXVII.)

Das Resultat ist bei den verschiedenen drei Einrichtungen in der Hauptsache dasselbe; mag die Lage der Hauptwurzel der langsam rotirenden Keimpflanzen bezüglich der Rotationsachse sein, welche sie will, so wachsen die Nebenwurzeln erster Ordnung unter bestimmten Winkeln aus jener hervor; des kürzeren Ausdrucks wegen will ich den Winkel, welchen eine Nebenwurzel mit dem jüngeren akroskopen Theil der Hauptwurzel einschliesst und welcher nach dem Gesagten nur von inneren Wachsthumsursachen abhängt, jedenfalls aber von Licht und Schwere unabhängig ist, den Eigenwinkel der Nebenwurzel nennen. Es zeigt sich nun, dass die Grösse dieses Eigenwinkels nicht bei allen Nebenwurzeln erster Ordnung einer Keimpflanze die gleiche ist und dass verschiedene Keimpflanzen derselben Art bezüglich des Eigenwinkels ihrer Nebenwurzeln erhebliche individuelle Verschiedenheiten zeigen. Bei Vicia Faba, Pisum sativum und Phaseolus multiflorus finde ich, dass diejenigen Nebenwurzeln, welche aus der Basis der Hauptwurzel entspringen, vorwiegend geradlinig und unter rechtem Winkel aus der Hauptwurzel herauswachsen; bei ihnen ist also der Eigenwinkel ein rechter; die Nebenwurzeln, welche weiter unten an der Hauptwurzel entspringen, haben dagegen einen spitzen Eigenwinkel; ihre Spitzen sind dem Scheitel der Hauptwurzel mehr oder weniger zugewendet; endlich solche Nebenwurzeln, welche an der Grenze von Wurzel und Stamm, oder aus dem hypokotylen Gliede selbst entspringen, haben dagegen einen stumpfen Eigenwinkel, d. h. ihre Spitze ist dem Gipfel des Keimstengels mehr oder weniger zugekehrt, wie man aus Fig. 72 *A* und *B*, die allerdings nicht nach rotirenden Keimpflanzen gezeichnet ist, wenigstens zum Theil entnehmen kann. Am deutlichsten treten diese Verschiedenheiten des Eigenwinkels an einer und derselben Pflanze, bei Phaseolus hervor, wo auch die Nebenwurzeln erster Ordnung gewöhnlich geradlinig fortwachsen und wo auch ganz gewöhnlich aus dem hypokotylen Gliede mehrere Nebenwurzeln entspringen. Bei Vicia Faba dagegen sind Nebenwurzeln aus dem hypokotylen Gliede nicht immer vorhanden und wo sie auftreten, kommen sie meist nur vereinzelt zum Vorschein; auch ist es hier häufig der Fall, dass die aus dem Wurzelhals entspringenden Nebenwurzeln nicht rechtwinklig aus der Mutterachse hervorwachsen, sondern einen spitzen Eigenwinkel darbieten; ferner haben die Nebenwurzeln von Faba eine viel entschiedenere Neigung bogenförmige Gestalt anzunehmen und zwar so, dass wenigstens anfangs immer die konvexe Seite des Bogens nach der Lage des Wurzelhalses hinsieht. Aehnlich wie bei Faba gestalten

sich die Verhältnisse auch bei Pisum. Die Krümmung dieses Bogens ist übrigens jederzeit eine ziemlich geringe, der Krümmungsradius kann zwischen 2—5 cm wechseln.

Bei fortgesetzter Rotation sah ich wiederholt an Pisum und Faba die Krümmung der aus der Hauptwurzel kommenden Nebenwurzeln sich umkehren, so dass die früher konkave Seite jetzt konvex wurde, wahrscheinlich eine Folge des Wassermangels bei den in dem Glasrezipienten rotirenden Pflanzen, da auch die Nebenwurzeln nicht rotirender Pflanzen (wie bei Fig. 70) dieselbe Bogengestalt annehmen, wenn sie in feuchter Luft wachsen, die Richtung der Hauptwurzel mag sein, welche sie will (Fig. 72).

Die unterhalb der Wurzelbasis entspringenden bei weitem zahlreichsten Nebenwurzeln einer Pflanze haben gewöhnlich nahezu denselben Eigenwinkel, doch kommen Unregelmässigkeiten in dieser Beziehung nicht selten vor, indem einzelne Nebenwurzeln einen merklich spitzeren oder stumpferen Eigenwinkel als die Mehrzahl der übrigen besitzen und gewöhnlich nimmt die Grösse des Eigenwinkels ab, wenn man von den oberen Nebenwurzeln zu den jüngeren unteren fortschreitet.

Die flache ursprüngliche Bogengestalt der Nebenwurzeln weist darauf hin, dass die konvexe Seite in Folge innerer Symmetrieverhältnisse ein wenig stärker wächst als die konkave; bei den aus dem hypokotylen Glied entspringenden Wurzeln liegt aber diese stärker wachsende Seite der Nebenwurzeln, wenn wir uns die ganze Pflanze in normaler Lage aufrecht denken, nach unten gekehrt; bei den aus der Hauptwurzel selbst entspringenden, mit spitzem Eigenwinkel versehenen Nebenwurzeln ist es dagegen bei dieser gedachten Lage der Pflanze die Oberseite, welche anfangs konvex wird und also stärker wächst. Legen wir unserer Betrachtung also eine Keimpflanze zu Grunde, welche in normaler Lage aufrecht steht, so dass die Spitze der Hauptwurzel abwärts sieht, so können wir nach der früher in meinem Institut eingeführten Bezeichnungsweise die obersten aus dem hypokotylen Glied entspringenden Nebenwurzeln als hyponastische, die aus der Hauptwurzel selbst entspringenden aber als epinastische bezeichnen; die an der Grenze von Wurzel und hypokotylem Glied, oft rechtwinklig und geradeaus fortwachsenden Nebenwurzeln dagegen, die besonders bei Phaseolus häufig vorkommen, sind weder hyponastisch noch epinastisch, sie könnten als neutrale bezeichnet werden; bei Faba sind solche neutrale Nebenwurzeln ziemlich selten[1]).

[1]) Mit Rücksicht auf das Mutterorgan sind eigentlich auch die oben als epinastisch bezeichneten Nebenwurzeln hyponastisch, wenn wir nämlich die Wurzelbasis sowie die Stengalbasis als unten bezeichnen; ich vermeide jedoch diese der inneren Symmetrie der Pflanze angemessenere Ausdrucksweise, weil sie bei der Beschreibung sehr leicht zu Missverständnissen führen könnte.

Die Stärke der Hyponastie und Epinastie der Nebenwurzeln bestimmt einerseits den Krümmungsradius derselben, andrerseits, insofern die Krümmung schon an der Basis der Nebenwurzeln eintritt, hängt davon auch die Grösse des Eigenwinkels ab. Da es jedoch vorkommt, dass der Eigenwinkel ein spitzer oder stumpfer ist, ohne dass eine erhebliche Krümmung wahrzunehmen ist, so scheint es, dass der Eigenwinkel auch ohne die Intervention der Hyponastie und Epinastie eine bestimmte Grösse erreichen kann, oder dass die Krümmung nur an der Basis der Nebenwurzeln, also in frühester Jugend stattfindet, worauf die Wurzeln geradlinig weiter wachsen.

Gewöhnlich ist der Bogen ein so flacher, dass man wenigstens bei Wurzeln von 2—4 cm Länge die Bogengestalt vernachlässigen und sie bei der Beurtheilung des Eigenwinkels als geradlinig betrachten kann. Die Grösse dieses Eigenwinkels ist nun, wie schon erwähnt, bei den aus einer Hauptwurzel selbst entspringenden Nebenwurzeln ziemlich konstant; vergleicht man aber verschiedene Exemplare derselben Species, die gleichzeitig der Rotation unterworfen waren, so findet man den Eigenwinkel bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden gross; bei manchen Exemplaren von Faba und Pisum beträgt er nahezu 45°, bei anderen 60—70°, zuweilen sogar 80—90°, weniger variabel scheint dieses Verhalten bei Phaseolus zu sein, wo der Eigenwinkel der unterhalb des Wurzelhalses entsprungenen Wurzeln meist 70—80° beträgt. Für die Beurtheilung der geotropischen Krümmungen ist es sehr wichtig, diese individuellen Verschiedenheiten des Eigenwinkels der Nebenwurzeln zu kennen, weil man ohne die Kenntniss dieser Thatsache leicht in Irrthümer verfallen kann.

Die Keimpflanzen von Cucurbita Pepo habe ich versäumt bei langsamer Rotation wachsen zu lassen; aus dem Verhalten der in feuchter Luft, in Wasser und in Erde sich entwickelnden Nebenwurzeln kann man aber mit Sicherheit schliessen, dass hier ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei den genannten Leguminosen obwalten, dass zumal die oberhalb der Wurzelbasis entspringenden Nebenwurzeln hier ganz gewöhnlich stark hyponastisch sind, da sie bei normal aufrechter oder umgekehrter Lage der Keimpflanze einen mit dem Stengelglied spitzen Winkel bilden, also einen stumpfen Eigenwinkel haben. Die aus der Hauptwurzel selbst entspringenden Nebenwurzeln sind auch bei Cucurbita epinastisch mit spitzem Eigenwinkel von 50—80°.

§ 39. Nachweis, dass die Nebenwurzeln erster Ordnung geotropisch sind.

Dass die Nebenwurzeln erster Ordnung, welche aus Hauptwurzeln entspringen, ebenso wie die aus Stämmen, Knollen, Zwiebeln austretenden Nebenwurzeln positiv geotropisch sind, wird zwar, wie es scheint, von den meisten Botanikern stillschweigend angenommen; mir ist aber nicht bekannt, dass

irgend Jemand einen Beweis dafür geliefert, einen Versuch zur Bestätigung dieser Annahme gemacht habe.

Lässt man die Wurzelsysteme der genannten Leguminosen oder von Cucurbita oder Zea in einem Erdkasten wie Fig. 50 *C* sich entwickeln oder befestigt man die Keimpflanzen in einem Cylinder wie Fig. 50 *A* in normaler

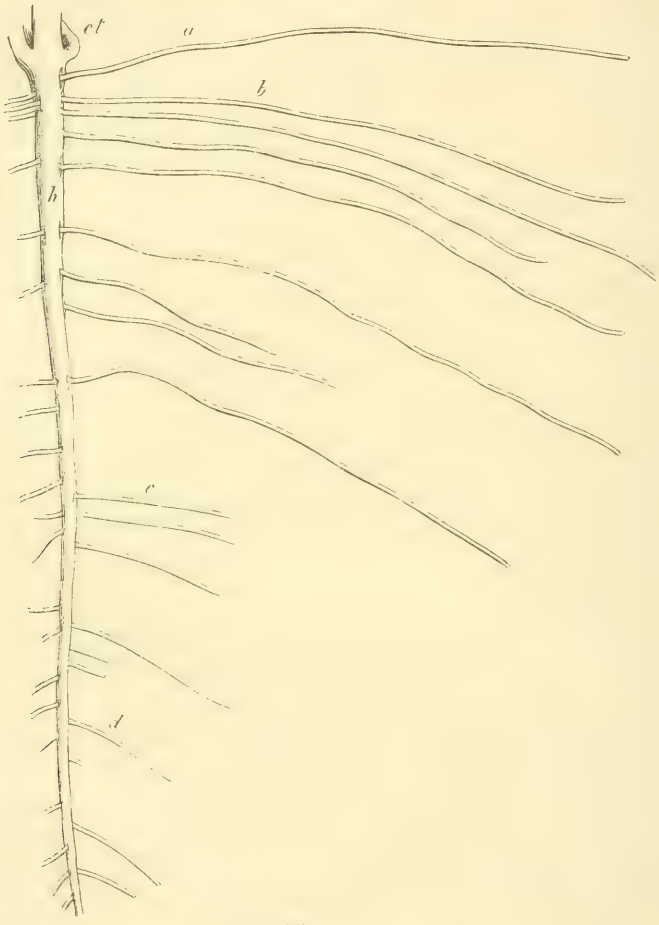


Fig. 71.

Vicia Faba in Erde hinter Glaswand gewachsen. *ct* Stiele der Kotyledonen; *a* Nebenwurzel aus dem hypokotylen Glied, *b* aus der Wurzelbasis entspringend; *cd* tiefere Nebenwurzeln, *h* Hauptwurzel.

senkrechter Lage so, dass die Hauptwurzel ganz in Wasser hängt, so wachsen die Nebenwurzeln der letzteren gerade aus oder in abwärts konkavem, sehr flachem Bogen schief nach unten, so dass der Winkel, den sie mit der senkrechten Hauptwurzel, also auch mit der Richtung der Schwere einschliessen, ein spitzer ist, dessen Grösse zwischen 50 und 80° schwanken kann. Die

aus dem hypokotylen Glied entspringenden Nebenwurzeln dagegen wachsen schief aufwärts, sie können weiterhin über die Erdoberfläche hervortreten (Fig. 84) oder sich über das Niveau des Wassers aufsteigend erheben. Die Abwärtsrichtung der Mehrzahl der Nebenwurzeln in solchen Fällen ist ebensowenig ein Beweis für ihren positiven Geotropismus, wie die schiefe Aufwärtsrichtung der stammbürtigen Nebenwurzeln nicht etwa als ein Zeichen von negativem Geotropismus gelten darf; vergleicht man nämlich die Winkel, welche die verschiedenen Nebenwurzeln mit der senkrechten Achse der Mutterpflanze bilden, mit dem Eigenwinkel homologer Nebenwurzeln, welche sich während langsamer Rotation gebildet haben, so kommt man zu dem Schluss, dass das, was wir auf den ersten Blick als eine Folge geotropischer Einwirkung betrachten könnten, vielleicht nur dem Eigenwinkel entspricht, der, wie wir gesehen haben, an den Nebenwurzeln derselben Pflanze verschieden ist und bei verschiedenen Individuen derselben Species zwischen circa 45 und 80° schwanken kann. Man bleibt also zunächst im Ungewissen, ob die Richtungen der Nebenwurzeln aus einer senkrecht in Erde oder in Wasser wachsenden Hauptwurzel bloss aus inneren Symmetrieverhältnissen entspringen oder ob dabei der Geotropismus mitgewirkt hat.

Dazu kommt aber noch eine andere Wahrnehmung, die, wie es scheint, Niemand beachtet hat; wenn nämlich die im Wasser oder in feuchter Erde aus senkrechter Hauptwurzel entspringenden Nebenwurzeln in derselben Weise geotropisch wären, wie es die Hauptwurzeln sind, so müsste man erwarten, dass sie sich gleich diesen so lange abwärts krümmen, bis ihre Spitze senkrecht hinabgerichtet ist, um dann gradlinig nach unten fortzuwachsen; statt dessen aber bemerkt man, dass die Nebenwurzeln schon, wenn sie eine gewisse schiefe Richtung, ja eine oft nur geringe Neigung gegen den Horizont (Fig. 71) erreicht haben, mehr oder weniger gradlinig fortwachsen, wenn man nämlich von gelegentlichen Störungen, welche die Rauhheiten der Erde veranlassen, absieht. Wenn man kräftig wachsende Hauptwurzeln, zumal in feuchter Erde in dieselbe schiefe Lage brächte, in welcher die Nebenwurzeln geradeaus fortwachsen, so würden sich jene abwärts krümmen, bis ihre Spitzen senkrecht gestellt wären, um erst dann wieder geradeaus zu wachsen. Diese Betrachtungen könnten also zu dem Schluss verleiten, dass die Nebenwurzeln überhaupt nicht geotropisch sind und zu ähnlichen Schlussfolgerungen würde man bei den aus den Zwiebeln und Knollen entspringenden Wurzeln gelangen. Noch mehr bestärkt könnte man in dieser Annahme werden, wenn man die Nebenwurzeln in feuchter Luft, zumal ohne Benetzung sich entwickeln lässt.

Werden Keimpflanzen der genannten Arten, nachdem ihre Hauptwurzel 5—10 cm Länge erreicht hat und bevor die Nebenwurzeln ausgetreten sind, in einem Kulturcylinder wie Fig. 50 *A* so befestigt, dass die austretenden Nebenwurzeln sich nur in feuchter Luft entwickeln können, gleichgiltig ob

man dabei der Hauptwurzel die normale oder umgekehrte oder eine horizontale Lage giebt, so schlagen die Nebenwurzeln Richtungen ein, welche denen bei langsamer Rotation entsprechen, mit dem Unterschied jedoch, dass hier eine grössere Neigung zur rechtwinkligen Stellung gegen die Hauptwurzel hervortritt, wie es Fig. 72 *A* und *B* zeigt. In solchen Fällen ist gewöhnlich nicht die leiseste Spur einer geotropischen Krümmung zu erkennen, selbst dann, wenn man in diesen Dingen eine lange Uebung besitzt. Diesen Beobachtungen darf man jedoch keinen allzugrossen Werth für die Frage nach dem Geotropismus der Nebenwurzeln beilegen, denn schon in § 26 habe ich gezeigt, dass auch die Hauptwurzeln, wenn sie in feuchter Luft ohne hinreichende Benetzung wachsen, nur sehr unvollkommene oder gar keine geo-

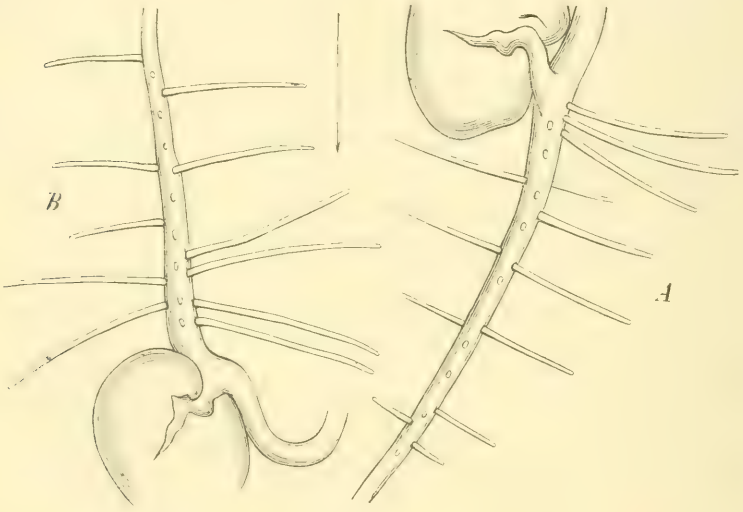


Fig. 72.

Vicia Faba in feuchter Luft gewachsen, *A* in schief aufrechter, *B* in umgekehrter Lage.

tropische Krümmungen machen. Es kann also bei unseren in Luft entwickelten Nebenwurzeln der Mangel geotropischer Krümmung dem Wassermangel oder überhaupt dem ungewohnten Medium zugeschrieben werden.

Nach dem bisher Mitgetheilten liegt die Sache demnach so, dass wir aus den zuerst genannten Beobachtungen überhaupt nicht schliessen können, ob die Nebenwurzeln geotropisch sind, während die zuletzt erwähnten Beobachtungen uns doch nicht berechtigen, ihnen den Geotropismus wirklich abzusprechen.

Und dennoch sind diese Nebenwurzeln wirklich positiv geotropisch, wenn auch in geringem Grade und in etwas anderer Weise als die Hauptwurzeln, wie die folgenden Beobachtungen zeigen werden.

Wenn man die Keimpflanzen in dem Kulturcylinder Fig. 50 *A* so befestigt, dass die schon 8—10 cm lange Hauptwurzel mit der Spitze senkrecht aufwärts gerichtet ist oder so, dass sie horizontal liegt, und wenn man täglich für zwei- bis dreimalige Benetzung sorgt, dann erfolgen sehr deutliche Krümmungen an den nach verschiedenen Richtungen aus der Hauptwurzel hinaus wachsenden Nebenwurzeln, im Sinne geotropischer Krümmungen, jedoch mit der Eigenthümlichkeit, dass sie niemals bis zur Vertikalstellung der Nebenwurzeln fortgesetzt werden, worauf ich weiter unten noch ausführlich zurückkomme.

Noch deutlicher werden die geotropischen Krümmungen, wenn man das Wurzelsystem in einem Erdkasten wie Fig. 50 *C* hinter einer Glaswand sich entwickeln lässt, so dass die Hauptwurzel in der lockeren feuchten Erde senkrecht abwärts wächst. Haben nun die Nebenwurzeln eine Länge von 1—5 cm erreicht, indem sie schief abwärts und nahezu gradlinig an der Glaswand hinlaufen, und kehrt man nun den Erdkasten so um, dass die Hauptwurzelspitze nach oben gerichtet wird, wobei man für eine hinreichende Ueberneigung der Glaswand sorgt, so krümmen sich sämmtliche Nebenwurzeln an ihren fortwachsenden Enden abwärts, ohne jedoch jemals ihre Spitzen senkrecht zu stellen; wird der Kasten nun abermals umgedreht, so dass das Wurzelsystem wieder seine ursprüngliche normale Stellung gewinnt, so erscheinen nun die Wurzelenden zunächst schief aufwärts gerichtet; sie krümmen sich aber nach einigen Stunden, indem sie weiter wachsen, wieder abwärts, und wenn die Spitzen ungefähr wieder denselben Winkel mit der Vertikalen bilden, unter welchem sie vor der ersten Umdrehung fortgewachsen waren, so wachsen sie nun wieder schief gradlinig fort. In dieser Weise wurde z. B. das in Fig. 73 abgebildete Wurzelsystem von Faba behandelt, wo die geschwärzten Theile der Nebenwurzeln diejenigen Partieen darstellen, welche während der inversen Lage der Pflanze zugewachsen sind, wo also die Schwer-

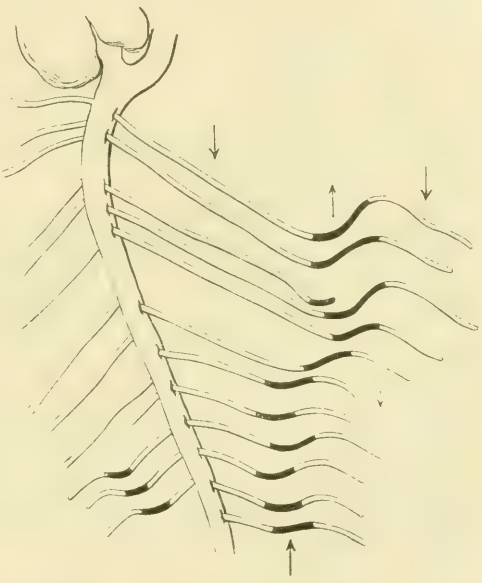


Fig. 73.

Vicia Faba in Erde hinter Glaswand gewachsen, anfangs in normaler, dann in umgekehrter, zuletzt wieder in normaler Stellung; die Pfeile zeigen, in welcher Richtung die Schwere die Nebenwurzeln in den verschiedenen Lagen traf.

kraft im Sinne des hier aufwärts gerichteten Pfeiles eingewirkt hat; kehrt man das vorliegende Buch so um, dass dieser Pfeil abwärts gerichtet erscheint, so hat man das Bild in derselben Lage, wie die Pflanze zu der Zeit, wo die Nebenwurzeln sich abwärts gekrümmt haben und die hier geschwärzten Theile derselben gewachsen sind.

Diese Versuche, welche leicht anzustellen sind und jedes Mal gelingen, zeigen, dass die Erdwurzeln in ihrem natürlichen Medium geotropische Krümmungen machen, wenn auch die Krümmung aufhört, noch bevor die Wurzelspitzen eine senkrecht abwärts gehende Richtung erreicht haben. Wenn also die in feuchter Luft ohne Benetzung wachsenden Nebenwurzeln diese Erscheinung gewöhnlich nicht zeigen, so ist dies nur ein Beweis abnormen Verhaltens. Ganz ähnlich wie bei den genannten Pflanzen verhalten sich übrigens auch die in Erde wachsenden Nebenwurzeln der Zwiebeln von Allium Cepa und der Knollentriebe von Solanum tuberosum. Stellt man Halme von Phragmites arundinacea in eine geeignete wässrige Nährstofflösung oder in gewöhnliches Wasser, so brechen aus den unteren Knoten Quirle von Wurzeln hervor, welche in ziemlich scharfen Bogen abwärts biegen. Um diese Wurzeln aus auf den Kopf gestellten Phragmites-Halmen herauswachsen zu lassen, wurden diese mit ihrem Basaltheil in die Oeffnung eines Korkes fest eingeschoben, der Kork auf den Hals einer tubulirten Glocke gesetzt, das Ganze umgekehrt und in die Glocke soviel Nährlösung oder Wasser eingefüllt, dass der innerhalb der Glocke aufwärts gerichtete Basaltheil ganz von Flüssigkeit umgeben war. Auch in dieser Stellung brachen aus dem entsprechenden Knoten Quirle von Nebenwurzeln hervor, welche in diesem Fall erst eine Strecke horizontal fortwuchsen, dann aber im Bogen abwärts gingen und sich so lange krümmten, bis ihre Spitzen fast senkrecht abwärts gerichtet waren. Es sind also auch diese aus den Schilfhalmen entstehenden Nebenwurzeln geotropisch ebenso wie die aus den unteren Stammknoten von Zea Mais entspringenden.

Endlich kann auch die Wirkung der Centrifugalkraft auf die Nebenwurzeln erster Ordnung als ein Beweis für ihren Geotropismus angeführt werden. Um die sich entwickelnden oder schon vorher bis zu einer gewissen Länge herangewachsenen Nebenwurzeln der Einwirkung der Fliehkraft auszusetzen, benutzte ich ein Laufwerk mit circa 60 Pfund schwerem Gewicht, welches durch zwei Stockwerke hinabfallen kann und 10—12 Stunden lang das Räderwerk in Bewegung hält, wenn die letzte sich drehende Achse in einer Sekunde 4—5 Umdrehungen macht. Auf diese Achse *a* (Fig. 74) wird der aus Messing gearbeitete, einem Speichenrad ähnliche Halter *rr* mittelst seiner centralen Hülse aufgesetzt, nachdem auf demselben die kreisrunde Korkscheibe *k* mittelst der Schrauben *ss* befestigt worden ist. Vor Beginn des Versuches muss der Kork mit Wasser durchtränkt sein; die Keimpflanzen *A*, *B* werden mit je zwei Nadeln über dem Kork schwebend in verschiedenen

Stellungen befestigt und nun eine innen mit feuchtem Filtrirpapier ausgeschlagene Glasglocke $g\,g$ über das Ganze so gestülpt, dass die Glocke durch die Korkscheibe fest verschlossen wird. Die Grösse der Fliehkraft, welche in diesem nunmehr um eine vertikale Achse rotirenden Rezipienten auf eine gegebene Nebenwurzel einwirkt, hängt bekanntlich von der Umdrehungszeit des Rezipienten (t) und von dem Rotationsradius (B), d. h. von der Entfernung der betreffenden Nebenwurzel von der Rotationsachse ($a\ x$) in der Weise ab, dass die Beschleunigung der Fliehkraft $f = \frac{4\pi^2 R}{t^2}$ ist. In dem durch unsere Figur repräsentirten Falle betrug der Rotationsradius für die

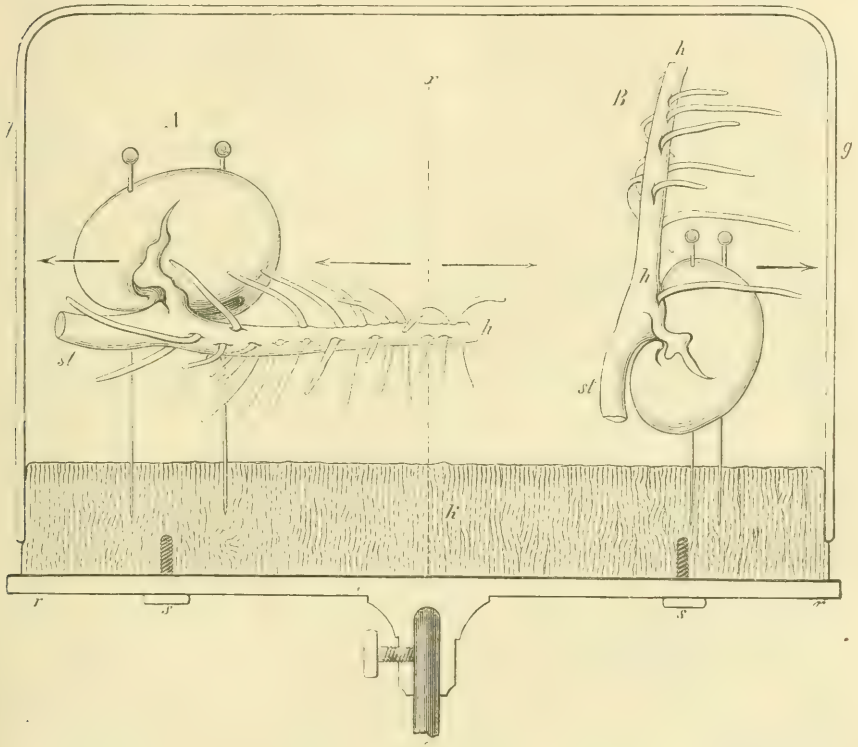


Fig. 74.

Vicia Faba in dem um senkrechte Achse rasch rotirenden Rezipienten gewachsen; der Versuch begann, als die Nebenwurzeln noch nicht ausgetreten waren. — *st* Stengel, *h* Hauptwurzel; beide abgeschnitten.

Nebenwurzeln von B und für die ältesten Nebenwurzel von A ungefähr 40 mm, die Beschleunigung der Fliehkraft f war daher bei fünfmaliger Umdrehung des Rezipienten in der Sekunde viermal so gross, als die Beschleunigung der Schwere, wenn man den Werth $g = 9800$ mm setzt. Bei der Mehrzahl meiner Versuche verwendete ich indessen einen umfang-

reicheren Rezipienten, der nahezu vier Drehungen in der Sekunde ausführte und 80 mm Radius besass, so dass für die zu beobachtenden Nebenwurzeln im Maximum ein Rotationsradius von etwa 65 mm zu gewinnen war, im Maximum also für die am günstigsten situirten Nebenwurzeln die Beschleunigung der Fliehkraft ungefähr vier mal so gross wurde, als der Werth g.

Damit die Nebenwurzeln hinreichend kräftig wachsen, muss die Lufttemperatur 18—25° C. betragen, und müssen die Wurzeln täglich zwei bis drei mal benetzt werden. Letzteres geschieht am besten in der Weise, dass man den Träger rr von der Rotationsachse a abnimmt, den Kork sammt den Pflanzen von der Glocke abhebt und ihn auf ein mit Wasser gefülltes Gefäss so auflegt, dass die Pflanzen in dieses vollständig eintauchen; es genügt eine etwa 5 Minuten lange Benetzung in dieser Art, um nach Ueberstülpung der Glocke die Rotation wieder eintreten zu lassen.

Ohne auf die Ergebnisse dieser Versuche hier ausführlich einzugehen, will ich nur hervorheben, dass die Wirkung der Fliehkraft jederzeit eine durchaus deutliche ist, dass die wachsenden Wurzelspitzen ähnlich wie bei den Hauptwurzeln sich um so kräftiger nach aussen zu kehren suchen, je grösser ihr Rotationsradius und je rascher die Drehung, d. h. je grösser die Fliehkraft ist. Die Auswärtskrümmung der Nebenwurzeln erfolgt in jeder Lage, welche man der Hauptwurzel vor dem Versuch giebt; nur muss selbstverständlich bei Beurtheilung der Richtung, welche die Nebenwurzeln in dem rasch rotirenden Recipienten einschlagen, der Umstand in Betracht gezogen werden, dass sie zugleich der Schwerkraft mit unterliegen, ihre Richtung also aus der gleichzeitigen Wirkung der Fliehkraft und Schwerkraft resultirt; aus diesem Grunde sieht man z. B., dass die abwärts gerichteten Nebenwurzeln der Pflanze A (Fig. 74) mit der Hauptwurzel einen grösseren Winkel bilden, als die auf der Oberseite derselben entspringenden, denn indem die Schwere jene sowohl wie diese abwärts zu richten sucht, werden jene von der Hauptwurzel gewissermaassen hinweggebogen, diese dagegen ihr genähert. — Es leuchtet ein, dass die Fliehkraft für jede einzelne Nebenwurzel in Betracht gezogen werden muss, da ihre Entfernungen von der Rotationsachse je nach der Länge der Keimpflanze sehr verschieden sein können; Fig. 74 A zeigt z. B. ziemlich deutlich, wie die von der Rotationsachse $a\,a$ ferneren Nebenwurzeln stärker gekrümmt sind, als die ihr näheren. Eine ausführliche Betrachtung dieser Verhältnisse liegt hier jedoch ausserhalb meiner Absicht, die nur dahin geht, zu zeigen, dass die Nebenwurzeln erster Ordnung in demselben Sinne geotropisch sind und der Fliehkraft unterliegen, wie die Hauptwurzeln; auf einige andere Ergebnisse komme ich in einem der folgenden Paragraphen zurück.

Die bisher angeführten Thatsachen werden nun gewiss keinen Zweifel darüber lassen, dass Gravitation und Centrifugalkraft an den wachsenden

Nebenwurzeln Krümmungen veranlassen und zwar in demselben Sinne, wenn auch nicht in demselben Maasse wie bei den Hauptwurzeln, dass wir also berechtigt sind, diese Nebenwurzeln als positiv geotropisch zu betrachten. Indem ich auf die Verschiedenheit des geotropischen Verhaltens der Nebenwurzeln gegenüber dem der Hauptwurzeln noch zurückkomme, will ich hier noch ausdrücklich auf eine Erscheinung hinweisen, die im Vorhergehenden schon gelegentlich berührt worden ist, ich meine die auffallende Unfähigkeit der Nebenwurzeln sich abwärts zu krümmen, wenn sie sich in feuchter Luft ohne häufige Benetzung entwickeln; besonders auffallend ist dabei noch die Erscheinung, dass die Nebenwurzeln sehr verschiedener Pflanzen in feuchter Luft die Neigung haben eine zu ihrer Hauptwurzel nahezu rechtwinklige Stellung und bei längerem Wachsthum eine flache, nach dem Stengel hin konkave Bogenform anzunehmen, bei welcher ihre organische Unterseite konvex wird, wie z. B. Fig. 70 und 72 erkennen lässt. Die Erscheinung wird ganz besonders auffallend dann, wenn man bei Fig. 70 die in Wasser und die in Luft entwickelten Nebenwurzeln bezüglich ihrer Richtung vergleicht, oder wenn man Fig. 72 *A* (in Luft gewachsen) mit Fig. 71 und 75 (in Erde gewachsen) vergleicht; ganz ebenso verhält es sich bei Pisum und bei Zea Mais; bis zu einem gewissen Grade besteht auch sogar bei den in Wasser wachsenden Nebenwurzeln diese Neigung, mit der Hauptwurzel einen grösseren Winkel zu bilden und gegen den Geotropismus mehr oder weniger unempfindlich zu werden. Bei den Nebenwurzeln tritt dies viel auffallender hervor als bei den Hauptwurzeln, für welche ich ein ähnliches Verhalten bereits § 26 beschrieben habe; besonders auffallend fand ich es bei den Nebenwurzeln von Zea Mais; tauchte die Hauptwurzel so in Wasser, dass der obere 3—4 cm lange Theil in feuchter Luft blieb, so wuchsen die aus diesem entspringenden Nebenwurzeln ganz horizontal, die im Wasser entspringenden bildeten einen Winkel von circa 70—80° mit dem unter ihnen liegenden Theil der Hauptwurzel, auch wo diese nicht ganz vertikal war; die in der Erde hinter Glaswand gewachsenen Nebenwurzeln dagegen machten mit der senkrechten Hauptwurzel einen Winkel von circa 45°. — Ich wage jetzt noch nicht, über die Ursache dieses mangelhaften Geotropismus in Luft und Wasser mich auszusprechen; hier genügt es, darauf hinzuweisen, dass wenn man den Geotropismus der Nebenwurzeln in seiner normalen Form studiren will, man gerade so wie bei den Hauptwurzeln die in feuchter, lockerer Erde wachsenden Nebenwurzeln benutzen muss, wodurch die Beobachtung allerdings sehr erschwert wird.

§ 40. Die krümmungsfähige Region und Form der Krümmung. So wie bei der Hauptwurzel ist es auch bei den Nebenwurzeln erster Ordnung die ganze wachsende Region von 4—6 mm Länge, welche die geotropische Krümmung annimmt oder durch die Wirkung der Centri-

fugalkraft gekrümmt wird. So wie dort ist auch hier die Krümmung nur anfangs, wo sie noch sehr schwach ist, eine scheinbar kreisbogenförmige, mit fortschreitender Einwirkung der krümmenden Kraft zeigt sich aber auch hier, dass die am raschesten wachsenden Querzonen sich auch am stärksten krümmen, dass also die Krümmung von dieser Stelle aus sowohl nach der Spitze hin wie auch nach rückwärts hin sich kontinuirlich abflacht. Es lässt sich ferner zeigen, dass die bei der Hauptwurzel dargestellte Bedeutung des Neigungswinkels auch hier ganz in derselben Weise in Betracht kommt und dass man bei Beurtheilung der Länge der gekrümmten Region darauf zu achten hat, dass die hinteren Querzonen schon aufhören können zu wachsen, also auch aufhören krümmungsfähig zu sein, bevor eine deutliche Krümmung an ihnen zu Stande kommt, weshalb man die deutlich gekrümmte Region gewöhnlich etwas kürzer findet als die wachsende Region. Sowie bei der Hauptwurzel muss auch hier zur Beurtheilung der Krümmungsform mit in Betracht gezogen werden, dass der Neigungswinkel der vorderen Querzonen horizontaler Nebenwurzeln sich vermindert dadurch, dass die weiter hinten liegenden sich krümmen. Da ich diese Verhältnisse bei der Krümmung der Hauptwurzel § 28 und die entsprechenden Verhältnisse auch bei den geotropischen Krümmungen der aufrechten Stengel in der Flora 1873 No. 21 hervorgehoben habe, so wird es nicht nöthig sein, hier noch einmal darauf ausführlich zurückzukommen, jedoch ist auch hier wieder auf den später noch ausführlich zu besprechenden Punkt hinzuweisen, dass zwischen den Hauptwurzeln und ihren Nebenwurzeln insofern ein auffallender Unterschied besteht als die letzteren ihre Krümmung nur so lange fortsetzen, bis die Wurzelspitze einen gewissen Winkel mit der Richtung der Schwere oder der Centrifugalkraft bildet, dann hört die weitere Krümmung auf und die Wurzel wächst gerade fort, obgleich sie die Richtung der Schwere oder der Centrifugalkraft noch nicht gewonnen hat.

Zur Erläuterung des Gesagten diene zunächst Fig. 75, wo *h* die Hauptwurzel und *c t* das hypokotyle Glied von Phaseolus multiflorus darstellt, *a* und *b* zwei Nebenwurzeln bedeuten. Die Pflanze war aufrecht in gewöhnlicher Weise in Erde gewachsen, die Wurzelspitze abwärts gekehrt, die beiden Nebenwurzeln hatten sich bis zu den Punkten *a* und *b* schief abwärtsgehend entwickelt; man würde die wahren Richtungsverhältnisse auch hier dadurch gewinnen, wenn man das vorliegende Buch so umkehrt, dass der in der Figur aufwärts gerichtete Pfeil senkrecht abwärts gerichtet erscheint. Als die Nebenwurzeln mit ihren Spitzen die Punkte *a* und *b* erreicht hatten, wurde ihre Lage mit je einem Papierindex an der Glaswand bezeichnet, der Kasten umgekehrt und der betreffenden Stelle desselben die nöthige Ueberneigung gegeben und so die Nebenwurzeln gezwungen, auch fernerhin der Glaswand angeschmiegt, weiter fortzuwachsen; die Richtung,

in welcher nunmehr die Schwerkraft auf die Nebenwurzeln einwirkte, ist durch den in der Figur abwärts gekehrten Pfeil angedeutet. Die Figur zeigt uns, in welcher Richtung die Wurzeln während der nächsten vier Tage bei 15—18° C. fortgewachsen sind. Unmittelbar nach der Umkehrung begann die Abwärtskrümmung, und als die Wurzelspitzen einen gewissen Winkel mit der Vertikalen gewonnen hatten, wuchsen sie annähernd geradeaus, denn die kleinen wellenförmigen Schwingungen derselben, welche sie in ihrem Verlauf sowohl vor wie nach der geotropischen Krümmung zeigen, können wir als durch die Rauhigkeit und den Widerstand der Erde veranlasste Nebenerscheinungen hier unbeachtet lassen. Man bemerkt, dass die beiden Nebenwurzeln sich nach der Umkehrung in verschiedener Weise gekrümmt haben; die Wurzel *a*, welche vor der Umkehrung stärker abwärts gewachsen war, hat sich jetzt auch stärker als die andere abwärts gekrümmt und bei beiden hat die geotropische Krümmung aufgehört, als die fort-

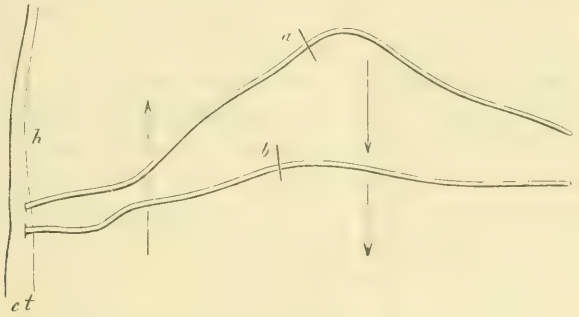


Fig. 75.
Phaseolus multiflorus, zwei Nebenwurzeln einer Hauptwurzel (*h*) in Erde hinter Glaswand gewachsen.

wachsende Wurzelspitze wieder denselben Winkel mit den Vertikalen eingeschlagen hatte, den sie vor der Umkehrung mit derselben bildete; die beinahe horizontal gewachsene Wurzel *b* wurde daher durch den Geotropismus zu einer viel flacheren Krümmung veranlasst, als die vorher stärker geneigte Wurzel *a*.

Ganz ähnlich wie dieses Beispiel es erläutert, verhalten sich auch die in Erde wachsenden Nebenwurzeln von Faba, Allium Cepa, Solanum tuberosum, Cucurbita Pepo, Zea Mais.

Schon bei dieser Beobachtungsmethode erkennt man, wenn man nach der Umkehrung wenigstens stündlich einmal beobachtet, dass es eine 4—6 mm lange Region der Wurzelspitze ist, nicht aber bloss eine bestimmte schmale Querzone, in welcher die geotropische Krümmung auftritt. Dasselbe zeigt sich, wenn man die Nebenwurzeln mit Querstrichen versieht, um die Länge der wachsenden und die der krümmungsfähigen Region direkt

vergleichen zu können. Doch ist es kaum möglich, solche mit schwarzen Farbestrichen versehene Nebenwurzeln, die ja doch mit der ganzen Keimpflanze in Verbindung bleiben mussten, so in feuchte lockere Erde hinter eine Glaswand zu legen, wie ich es bei den Hauptwurzeln beschrieben habe; ich musste mich damit begnügen, die Keimpflanzen, an denen ich einige der oberen Nebenwurzeln in der angegebenen Weise markirt hatte, so in einem Kulturcylinder zu befestigen, dass die betreffenden Nebenwurzeln entweder in Wasser tauchten oder doch häufig von solchem benetzt werden konnten, da ohne Benetzung entweder gar keine oder nur abnorme, knieförmige Krümmungen eintreten. Es wird nicht überflüssig sein, einige Beispiele ausführlicher mitzutheilen.

Eine Keimpflanze von Faba war vor dem Austritt der Nebenwurzeln in einem Kulturcylinder in umgekehrter Lage so befestigt worden, dass die Hauptwurzel aufwärts gerichtet war; in dieser Lage entwickelten sich nun aus ihr die Nebenwurzeln; als die der Wurzelbasis benachbarten 7—8 mm lang waren, wurde die Pflanze herausgenommen und drei dieser Nebenwurzeln wie gewöhnlich in 1 mm lange Zonen (deren erste auch die ganze Wurzelhaube umfasste) eingetheilt; darauf wurde die Pflanze in dem Cylinder so befestigt, dass die Hauptwurzelspitze abwärts gerichtet, also die ganze Pflanze normal gestellt war. Da die Nebenwurzeln in der früheren umgekehrten Lage der Pflanze sich ein wenig schief abwärts gerichtet hatten, so waren sie also nach der beschriebenen Umkehrung jetzt etwas aufgerichtet. Bei wiederholter Benetzung trat nun binnen sieben Stunden eine deutliche Abwärtskrümmung ein, die, soweit es sich beurtheilen liess, die ganze wachsende Region umfasste, innerhalb der am stärksten gewachsenen 2—3 Zonen aber den kleinsten Krümmungsradius von 3—4 mm zeigte. Die Zuwachse in diesen 7 Stunden waren bei den Wurzeln A, B, C bei 24—26° C. folgende:

Zone	A	B	C
VI	0,0 mm	0,0 mm	0,0 mm
V	0,2 „	0,0 „	0,0 „
IV	0,3 „	0,3 „	0,2 „
III	0,6 „	0,6 „	0,3 „
II	0,5 „	0,4 „	0,8 „
Spitze I	0,0 „	0,0 „	0,0 „

Bei derartigen Versuchen beobachtet man auch, dass die geotropische Krümmung, wenn die Wurzeln längere Zeit in feuchter Luft oder Wasser fortwachsen, ähnlich wie bei den Hauptwurzeln wieder flacher wird und auch hier leuchtet ein, dass diese Aenderung innerhalb der Erde nicht eintreten kann. Daher findet man bei einem Versuch wie der vorige, wenn man eine längere Zeit zwischen der Markirung und der Beobachtung verstreichen lässt, auch einen flacheren Bogen; so zeigte beispielsweise eine

bei 17,7° C. in Luft 24 Stunden lang gewachsene Nebenwurzel einen kleinsten Krümmungsradius von 15 mm und die anfangs 1 mm langen Querzonen ergaben folgende Zuwachse:

Zone	
V	0,2 mm
IV	0,2 „
III	1,5 „
II	2,3 „
Spitze I	0,3 „

Auch in diesem Fall umfasste die Krümmung die ganze wachsende Region.

Ganz entsprechend fand ich die Verhältnisse bei der Einwirkung der Centrifugalkraft. Zwei Exemplare von Faba wurden in den grossen Rezipienten so befestigt, dass die beobachtete Nebenwurzel *A* der einen einen Rotationsradius von 40 mm, die Nebenwurzel *B* einen solchen von 70 mm anfangs hatte, während der Rezipient 4 Umdrehungen in der Sekunde machte. Temperatur 24—25° C. Es ist noch zu bemerken, dass die Wurzel *A* aus horizontaler radial gelegter Hauptwurzel entspringend sich an der letzteren zurückkrümmen musste; dass dagegen *B* aus vertikal umgekehrter Hauptwurzel hervorwachsend sich von rechts nach vorn an der Pflanze seitwärts krümmen musste.

In 7 Stunden erfolgten folgende Zuwachse, an den ursprünglich 1 mm langen Querzonen

Zone	A	B
VII	0,0 mm	0,2 mm
VI	0,3 „	0,2 „
V	0,4 „	0,3 „
IV	0,5 „	0,5 „
III	1,0 „	0,8 „
II	0,8 „	0,7 „
Spitze I	0,3 „	0,3 „

Die Länge der gekrümmten Region umfasste bei A und B die Zonen I—V; der Krümmungsradius von *A* betrug an der stärkst gekrümmten Stelle 3—4 mm bei *B* 10 mm. Die Krümmung umfasste, soweit ich beurtheilen konnte, nicht mehr die VI. Zone, die offenbar schon vor dem Eintritt der krümmenden Wirkung zu wachsen aufgehört hatte.

Auch diese durch Centrifugalkraft erzeugten Krümmungen flachen sich bei weiterem Wachsthum wieder bis zu einem gewissen Grade ab, obgleich die Rotation, also auch die Centrifugalkraft fortdauert. So beobachtete ich z. B., dass Nebenwurzeln bei viermaliger Drehung in 1 Sekunde und 35 mm Rotationsradius nach vier Stunden Krümmungen von 5—6 mm Radius gemacht hatten, 14 Stunden später dagegen war bei weiterem Wachsthum die Krümmung soweit abgeflacht, dass der kleinste Radius der-

selben bis auf 30 mm gestiegen war. Soweit sich beurtheilen liess, war die Krümmung von Anfang bis zu Ende auf die ganze wachsende Region vertheilt, deren Partialzuwachse in 18 Stunden bei 24—25° C. auf Zonen von ursprünglich 1 mm Länge folgende waren:

Zone	Zuwachse
VI	0,3 mm
V	0,4 „
IV	1,0 „
III	3,5 „
II	4,6 „
Spitze I	1,0 „

Auch bei den durch Fliehkraft gekrümmten Nebenwurzeln hört die weitere Krümmung auf, bevor die Wurzelspitze sich in die Richtung des Rotationsradius gestellt hat; bildet sie mit diesem einen gewissen spitzen Winkel, so wächst sie geradeaus fort und zwar ist dieser Winkel um so kleiner, je grösser die Centrifugalkraft ist, worauf ich unten noch zurückkomme.

§ 41. Ueberwindung von Widerständen bei der geotropischen Krümmung der Nebenwurzeln. Schon nach der bisher konstatirten Aehnlichkeit, welche die Nebenwurzeln mit den Hauptwurzeln bezüglich der in die Länge wachsenden Region und bezüglich der Krümmungsform zeigen, darf man mit Zuversicht erwarten, dass die sich krümmende Region der Nebenwurzeln nach Massgabe ihrer Dicke und Steifheit im Stande sein wird, Widerstände zu überwinden, welche sich der Abwärtskrümmung entgegenstellen. Zur Entscheidung dieser Frage die in § 27 auf die Hauptwurzel angewendeten Methoden auch auf die Nebenwurzeln zu übertragen, ist zwar nicht unmöglich, aber doch sehr unbequem und noch dazu überflüssig, insofern man aus anderen Erscheinungen mit Bestimmtheit die Folgerung ableiten kann, dass auch die Abwärtskrümmung der Nebenwurzeln Widerstände von beträchtlicher Grösse zu überwinden vermag. Erstens geht dies aus dem Verhalten der Nebenwurzeln in der Erde hervor: die oben beschriebenen geotropischen Krümmungen derselben innerhalb der Erdkästen hinter Glaswand treten an solchen Wurzeln auf, die von allen Seiten her von einer Erdschicht von 8—10 cm Dicke umgeben sind, und selbst dann, wenn die anfangs locker eingefüllte Erde 6—10 Tage lang Zeit gehabt hat, sich zu setzen, was durch wiederholtes Begiessen noch befördert worden ist; wird der Kasten dann umgekehrt, so krümmen sich die Wurzeln dennoch abwärts und da die Krümmung gleichzeitig an einer 4—6 mm langen Stelle stattfindet, so ist leicht zu begreifen, dass die konvexe Seite sich gegen die Bodentheilchen stemmen und sie theilweise verschieben muss; von einem blossen Hinabsinken der Wurzelspitze in Hohlräume der Erde kann auch hier keine Rede sein, da die unmittelbare Beobachtung das Gegentheil zeigt.

Noch schlagender zeigt sich die Fähigkeit der Nebenwurzeln bei ihrer Abwärtskrümmung Widerstände zu überwinden, in solchen Fällen, wo sie tief im inneren des lebendigen Gewebes eines Stammes entspringen, wie dies z. B. bei Angiopteris evecta der Fall ist; in der vierten Auflage meines Lehrbuchs p. 412 habe ich einen Längsschnitt des Stammes dieser Pflanze abgebildet, der mehrere schief abwärts wachsende Nebenwurzeln zeigt, welche sich durch das straffe, saftige, sie umgebende Parenchym weder an der Abwärtskrümmung noch an dem weiteren Wachsthum hindern lassen. Ganz dasselbe geschieht übrigens auch bei den das Rindenparenchym der Hauptwurzeln durchbohrenden Nebenwurzeln von Faba, Phaseolus, Cucurbita u. a.; ist hier auch die umhüllende Parenchymschicht der Mutterwurzel nur 1 – 2 mm dick, so ist doch leicht zu sehen, dass die Krümmung der Nebenwurzeln schon in früher Jugend derselben und innerhalb der sie umhüllenden Rinde beginnt.

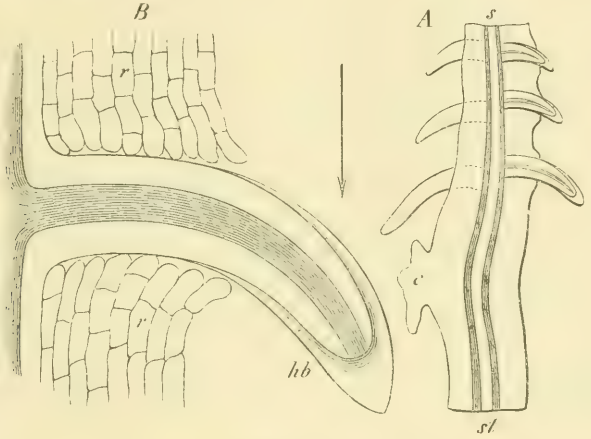


Fig. 76.

Vicia Faba. Junge Nebenwurzeln aus umgekehrter Hauptwurzel hervorbrechend und abwärts gekrümmt. *Ac* Kotyledonarstiel; *st* Stengel; *s* Hauptwurzel, quer abgeschnitten. *Br* Rinde der Hauptwurzel, *hb* Haube der Nebenwurzel.

So zeigt z. B. Fig. 76 *A* den Basaltheil einer Hauptwurzel von Vicia Faba, welche vor dem Austritt ihrer Nebenwurzeln in umgekehrter Richtung in feuchter Luft aufgehängt worden war; die Figur zeigt den oberen Theil der Hauptwurzel, nachdem die Nebenwurzeln 3—5 mm lang geworden waren, im Längsschnitt schwach vergrössert; man bemerkt, wie die Nebenwurzeln ihrer ganzen Länge nach gekrümmt sind; später wachsen die Spitzen in der Richtung, die sie jetzt bereits eingeschlagen haben, ohne weitere Krümmung gerade fort; ein in dieser Weise weiter entwickeltes Wurzelsystem zeigt uns daher gerade Nebenwurzeln, anscheinend ursprünglich unter spitzen Winkeln aus der Hauptwurzel hervortretend; die Beobachtung zeigt aber, dass sie diese Richtung einer jähen Krümmung verdanken, welche sie während ihres

Austrittes aus der Mutterwurzel zum Theil innerhalb des Bindengewebes derselben vollzogen haben. Noch auffallender ist diese Krümmung junger Nebenwurzeln innerhalb der Rinde der Mutterwurzel, wenn sie in Folge der Centrifugalkraft eintritt, deren Beschleunigung f dem 3—4fachen Werthe von g gleichkommt. In diesem Falle beobachtete ich auch bei Phaseolus multiflorus, dass die Rinde der gekrümmten Nebenwurzel auf der konkaven Seite beträchtlich dicker war als auf der konvexen, ganz ähnlich wie bei scharf gekrümmten Hauptwurzeln (§ 29). Wird ein Längsschnitt durch die Hauptwurzel so hergestellt, dass eine 3—5 mm lange Nebenwurzel ihrer ganzen Länge nach median gespalten erscheint wie in Fig. 76 *B*, wo *r r* die Rinde der Hauptwurzel bezeichnet, und ist diese Nebenwurzel durch Einwirkung der Schwere oder der Fliehkraft wie in der genannten Figur ihrer ganzen Länge nach gekrümmt, so hat man dabei Gelegenheit, noch eine andere beachtenswerthe Beobachtung zu machen; nämlich die, dass der Wurzelkörper der Nebenwurzel seine Krümmung nicht nur innerhalb der Wurzelhaube fortsetzt, sondern dass auch das Gewebe der Wurzelhaube selbst sich an der Krümmung gerade so betheiligt, als ob es ein integrirender Theil der Wurzel selbst wäre. Dieser innerhalb der Wurzelhaube eingeschlossene und dennoch gekrümmte Theil des Körpers der Nebenwurzel ist bei Faba und Phaseolus 0,9—1,5 mm lang. Diese Wahrnehmung ist insofern von Interesse, als sie deutlich zeigt, dass das Gewebe der Wurzelhaube nicht nur kein Hinderniss für die geotropische Krümmung der Wurzelspitze ist, sondern dass es selbst an der geotropischen Krümmung sich betheiligt. Mit der Konstatirung dieser Thatsache aber widerlegt sich die von Hofmeister gemachte Annahme (Berichte der k. sächs. Gesellsch. der Wiss. 1860 p. 202 und bot. Ztg. 1868 p. 280), dass die Wurzelhaube eine starre Hülle darstelle, welche den vorderen Theil der wachsenden Region der Wurzel hindere, geotropische Krümmungen zu machen; mit der Widerlegung dieser Annahme fallen natürlich auch die daraus gezogenen Folgerungen, vor Allem auch die, dass die Nebenwurzeln höherer Ordnung desshalb keine geotropischen Krümmungen zeigen, weil bei ihnen die krümmungsfähige Region von der Wurzelhaube ganz umschlossen sei; wir werden also, wo geotropische Krümmungen an Wurzeln nicht vorkommen, die Ursache in der Molekularstruktur, nicht aber in einem äusserlichen Hinderniss, wie es die Wurzelhaube darstellen soll, was sie aber thatsächlich nicht ist, zu suchen haben.

Verschiedenheit des geotropischen Verhaltens der Nebenwurzeln erster Ordnung von dem der Hauptwurzel.

§ 42. **Der geotropische Grenzwinkel der Nebenwurzeln.** Wiederholt habe ich im Vorausgehenden auf die sonderbare Eigenschaft der Nebenwurzeln erster Ordnung hingewiesen, dass dieselben, obgleich mit positivem Geotropismus begabt, ihre Krümmung doch niemals soweit fortsetzen,

dass dadurch die fortwachsende Spitze senkrecht gestellt oder bei rasch rotirenden Pflanzen in die Richtung des Rotationsradius gebracht würde, dass sie vielmehr der einwirkenden Schwere oder Centrifugalkraft anfangs zwar willig folgen, dann aber, wenn die Wurzelspitze einen gewissen spitzen Winkel mit der Richtung der wirkenden Kraft bildet, jede weitere Krümmung aufgeben und nun geradeaus fortwachsen. Es ist dabei ganz gleichgültig, welche Richtung die Nebenwurzeln ursprünglich vor dem Eintritt der geotropischen Krümmung besassen und ob sie sich aus einer normal gerichteten, umgekehrten oder horizontalen Hauptwurzel entwickeln, wie Fig. 77, 78 und Fig. 75 zeigt: die geotropische Krümmung hört nicht nur auf, sobald dieser schiefe Winkel erreicht ist, sondern sie tritt auch überhaupt gar nicht ein, wenn sich die Wurzeln von vorneherein aus anderen Gründen,

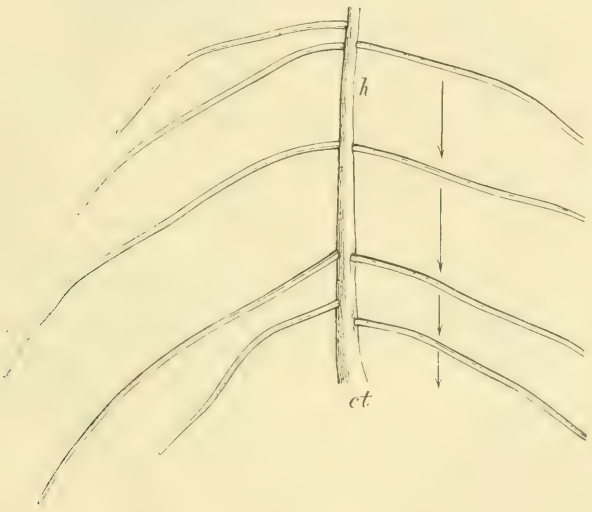


Fig. 77.

Vicia Faba, die Nebenwurzeln haben sich aus einer vor ihrem Austritt umgekehrten Hauptwurzel *h* in Erde hinter Glaswand entwickelt.

z. B. in Folge der Epinastie schon so entwickeln, dass sie mit der Vertikalen diesen spitzen Winkel bilden, daher kommt es, dass man bei den in normaler Lage der Keimpflanze entwickelten Nebenwurzeln, wie bei Fig. 71 und 78 diejenigen Richtungen vorfindet, welche bei langsamer Rotation, also bei Ausschluss des Geotropismus durch innere Kräfte bewirkt, sich einstellten, und welche, wie oben hervorgehoben wurde, zu der Annahme verleiten könnten, als ob die Nebenwurzeln erster Ordnung überhaupt nicht geotropisch wären; dass sie es aber sind, wurde hinreichend bewiesen. Die Thatsache, um die es sich hier handelt, wird aus der Betrachtung der Fig. 75, 77 und 79 hinlänglich veranschaulicht werden; besonders auffallend tritt sie, wie

Fig. 79 zeigt, dann hervor, wenn Hauptwurzeln, deren Nebenwurzeln soeben auszutreten anfangen, horizontal in Erde gelegt werden. Man bemerkt in Fig. 79 *A* und *B*, wie die Wurzeln *a*, *c*, *e*, *i* aus der horizontalen Hauptwurzel *h* aufwärts schief emporwachsend geotropische Krümmungen machen, dann aber im weiteren Verlauf schief abwärts ziemlich geradeaus wachsen. Was die Wurzelgruppen *d*, *g*, *k* betrifft, so lassen diese gar keine geotropische Krümmung erkennen, man bemerkt aber, dass sie von vornherein ähnliche Winkel bilden, wie die vorigen nach der geotropischen Krümmung. Dass die Wurzeln *b* und *f* nach vorn gerichtet sind, die anderen nach rückwärts, erklärt sich zur Genüge aus ihrer Hyponastie, während die Rückwärtsrichtung der anderen auf ihrer Epinastie beruht.

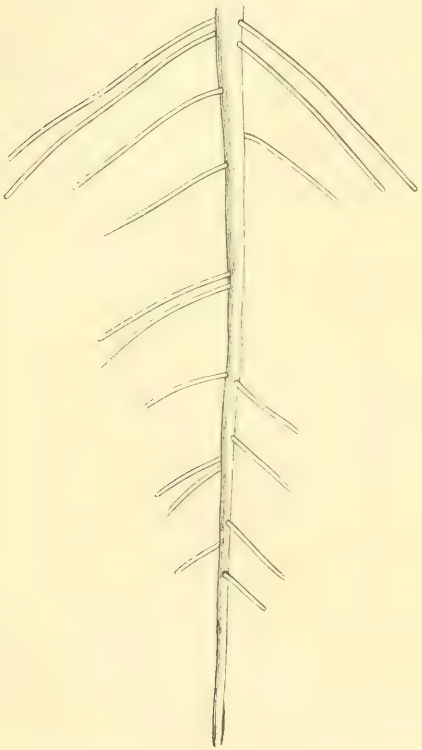


Fig. 78.
Vicia Faba in Erde hinter Glaswand entwickelt.

Um die wichtige Thatsache, welche den Gegenstand dieser Betrachtungen bildet, kurz zu bezeichnen, will ich denjenigen Winkel, unter welchem Nebenwurzeln erster Ordnung gegen die Vertikale geneigt sein können, ohne eine geotropische Krümmung zu erfahren oder denjenigen Neigungswinkel, nach dessen Erreichung die geotropische Krümmung an der Wurzelspitze aufhört, als den geotropischen Grenzwinkel bezeichnen.

Bevor wir aber auf die nähere Betrachtung desselben eingehen, sind noch einige Nebenumstände hervorzuheben. Vor Allem tritt hier der Umstand störend hervor, dass die dünnen Nebenwurzeln innerhalb der Erde vielfach unregelmässigen Hin- und Herbiegungen ausgesetzt sind, durch welche ihr gradliniger Verlauf mehr oder weniger entstellt wird, wie die citirten Figuren hinreichend zeigen; dass daran jedoch nur die Rauhigkeit des Bodens schuld ist, ersieht man aus dem Umstand, dass bei der Kultur in feuchter Luft und in Wasser die Nebenwurzeln in den hier betrachteten Verhältnissen solche Verbiegungen nicht zeigen, sondern völlig geradeaus wachsen oder auch einen sehr flachen, abwärts konkaven, aber glatten Bogen beschreiben; da jedoch die geotropischen Krümmungen in feuchter, lockerer

Erde viel kräftiger und normaler auftreten und da es trotz der zufälligen Verbiegungen doch immer leicht ist, die von der Schwerkraft unabhängige Hauptrichtung zu erkennen, so halte ich mich an die Beobachtungen von in Erde wachsenden Nebenwurzeln.

Eine zweite störende Thatsache liegt ferner darin, dass Nebenwurzeln, welche z. B. 3—5 cm weit unter einem bestimmten Grenzwinkel geradeaus fortgewachsen sind, plötzlich steiler abwärts biegen, um dann wieder geradeaus fortzuwachsen, also unter einem kleineren Grenzwinkel als bisher; da dies jedoch bei Nebenwurzeln in Wasser nicht vorkommt, und andrerseits auch

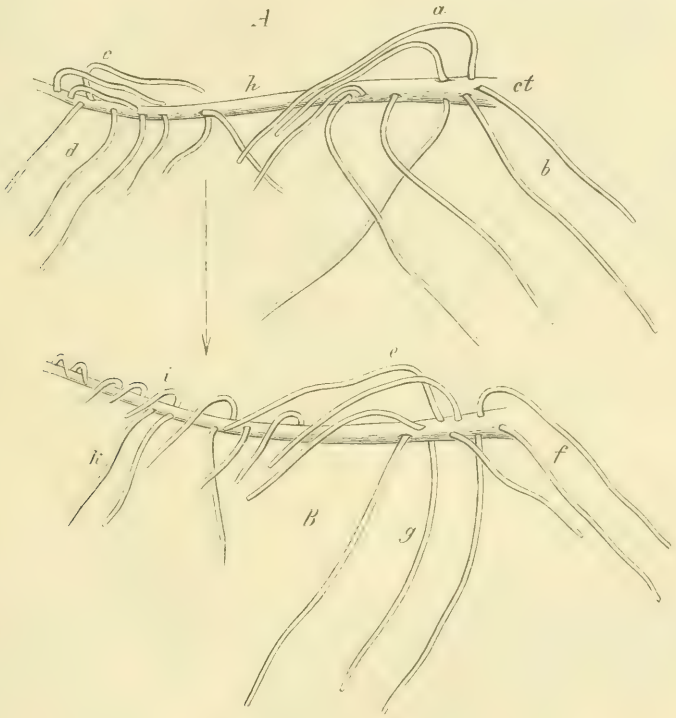


Fig. 79.
Vicia Faba, in Erde hinter Glaswand, die Nebenwurzeln entwickeln sich aus horizontalen Hauptwurzeln.

in lockerer Erde das Gegentheil auftreten kann, so möchte ich diese Vorkommnisse doch auf zufällige Störungen zurückführen, welche vielleicht durch ungleichmässige Beschaffenheit der Erde, durch verschiedene Dichtigkeit derselben an verschiedenen Stellen und besonders auch durch ungleichmässige Vertheilung der Feuchtigkeit hervorgerufen werden.

Drittens ist zu beachten, dass die Grösse des Grenzwinkels, also die Steilheit der Abwärtsrichtung der Nebenwurzeln ähnlich wie der Eigenwinkel

derselben von individuellen Eigenschaften der Keimpflanze bedingt ist; in wie hohem Grade dies der Fall sein kann, zeigt die Vergleichung von Fig. 71 und Fig. 78, wo die Nebenwurzeln des einen Exemplars von Faba unter 70—80° gegen die Vertikale geneigt sind, bei dem anderen dagegen unter 40—50° abwärts wachsen. Diese individuelle Eigenthümlichkeit tritt auch dann hervor, wenn die verschiedenen Exemplare in demselben Erdkasten nebeneinander wachsen und wenn sich die Nebenwurzeln aus einer umgekehrten oder horizontal gelegten Hauptwurzel entwickeln.

Neben der für die ganze Pflanze geltenden individuellen mittleren Grösse des Grenzwinkels hat aber auch jede Nebenwurzel einer und derselben Pflanze noch die Neigung einen mehr oder minder grossen Grenzwinkel zu bilden, je nachdem sie aus dem hypokotylen Glied, aus der Wurzelbasis oder tiefer unten an der Hauptwurzel entspringt; um nur ein Beispiel in dieser Beziehung zu nennen, fand ich bei den hinter der Glaswand eines Erdkastens entwickelten Nebenwurzeln von Faba, nachdem dieselben ihre gerade Richtung angenommen hatten, folgende Grenzwinkel, wobei der Buchstabe A die oberste aus der Hauptwurzel selbst entspringende, F eine der untersten Nebenwurzeln bezeichnet, B—E der Reihe nach zwischen beiden entspringen.

Grenzwinkel.

Nebenwurzeln

der linken Seite		der rechten Seite	
A	80°	A′	60°
B	70°	B′	60°
C	60°	C′	50°
D	60°	D′	50°
E	60°	E′	50°
F	65°	F′	40°

Dass diese Verschiedenheit irgendwie mit der Epinastie der Nebenwurzeln zusammenhängt, ist sehr wahrscheinlich, besonders auch aus dem Grunde, weil die obersten aus dem hypokotylen Gliede entspringenden, von denen wir schon wissen, dass sie hyponastisch sind, doch selbst bei normaler Stellung der Keimpflanze in Erde schief aufwärts wachsen und sogar aus der Erdoberfläche hervortreten, wie Fig. 84 zeigt. In welcher Weise sich jedoch die Epinastie oder Hyponastie jeder einzelnen Nebenwurzel mit ihrer specifischen geotropischen Fähigkeit verbindet, um unter gegebenen äusseren Umständen gerade diesen oder jenen Grenzwinkel herbeizuführen, ist schwer zu entscheiden.

Es leuchtet ein, dass alle diese Umstände, welche die Grösse des Grenzwinkels beeinflussen und welche in so hohem Grade variabel sind, einer genaueren auf vergleichende Messung gestützten Erforschung der Ursache des Grenzwinkels sich hindernd entgegenstellen.

Legen wir uns nun die Frage vor, was wir uns darunter zu denken haben, dass Wurzeln, obgleich sie geotropisch sind, doch aufhören sich zu krümmen, wenn die fortwachsende Spitze einen Grenzwinkel mit der Richtung der Schwere oder mit der Richtung der Centrifugalkraft bildet, so bietet sich zur Beantwortung zunächst die schon bei den Hauptwurzeln § 28 benutzte Annahme dar, dass die Wirkung der Schwere (resp. der Centrifugalkraft) auf jede krümmungsfähige Zone der Wurzel einen Maximaleffekt ausüben wird, wenn sie die Wachsthumsachse derselben unter einem rechten Winkel trifft; je spitzer der Winkel wird, unter welchem die Richtung der Schwerkraft (resp. Centrifugalkraft) die Längsachse der krümmungsfähigen Stelle schneidet, desto schwächer wird die krümmende Wirkung selbst ausfallen. Der Unterschied zwischen Haupt- und Nebenwurzeln läge nun darin, dass die ersteren auch dann noch in merklichem Grade sich krümmen, wenn dieser Neigungswinkel ein sehr spitzer geworden ist, so dass die Hauptwurzelspitze schliesslich wirklich die Richtung der Schwere oder der Centrifugalkraft oder der Resultante beider annimmt; während dagegen bei den Nebenwurzeln die krümmende Wirkung schon dann aufhört, oder doch äusserst klein wird, wenn die Längsachse der krümmungsfähigen Stelle mit der Richtung der Schwere oder Centrifugalkraft einen spitzen Winkel von beträchtlicher Grösse bildet; dieser Winkel, bei welchem die Einwirkung unserer Annahme nach aufhört, wäre dann eben der genannte Grenzwinkel. Das Vorhandensein dieses Grenzwinkels liesse sich in gewissem Sinne also auch so auffassen, dass bei den Nebenwurzeln mit abnehmendem Neigungswinkel die krümmende Wirkung rascher abnimmt als bei den Hauptwurzeln; dies durch Versuche und Messungen nachzuweisen, würde jedoch noch beträchtlich mehr Zeit in Anspruch nehmen, als ich der Sache bisher widmen konnte und so mag es einstweilen genügen, die Frage, um welche es sich hier handelt, für eine zukünftige Beantwortung klar gestellt zu haben, und es ist zu hoffen, dass die wirkliche Kenntniss der Ursache des Grenzwinkels der Nebenwurzeln uns einen tieferen Blick in das Wesen der geotropischen Wirkung gestatten wird.

Dass die hier versuchte Auffassung der Wahrheit nahe kommt, schliesse ich zunächst daraus, dass mit zunehmender Grösse der einwirkenden Kraft der Grenzwinkel immer kleiner wird; unterwirft man Keimpflanzen einer raschen Rotation um senkrechte Achse so, dass die Beschleunigung der Centrifugalkraft f zwei-, drei-, viermal so gross wird als die Beschleunigung der Schwere g, so sieht man, dass der Grenzwinkel immer kleiner wird, dass mit zunehmender Grösse von f die Nebenwurzeln immer mehr der Richtung des Rotationsradius sich annähern.

Auf die Bedeutung des Grenzwinkels für die Natur des Geotropismus wirft die Thatsache einiges Licht, dass eine vorher in irgend einer Richtung gewachsene Nebenwurzel, wenn die ganze Pflanze umgekehrt wird, sich so

lange krümmt, bis der Grenzwinkel nahezu wieder derselbe ist, wie vor der Umkehrung; hatte eine Nebenwurzel z. B. vor der Umkehrung den Grenzwinkel 70 oder 80°, so krümmt sie sich nach der Umkehrung so lange, bis sie dann wieder unter 70—80° geradeaus fortwachsen kann; hatte sie dagegen vor der Umkehrung den Grenzwinkel 40 oder 50°, so krümmt sie sich auch in diesem Falle so lange, bis sie wieder unter 40 oder 50° geneigt gerade fortwachsen kann, eine Thatsache, welche durch Fig. 75 hinreichend veranschaulicht wird. Der Grenzwinkel ist also eine, jeder einzelnen Nebenwurzel zukommende Eigenschaft, doch muss ich schon hier darauf hinweisen, dass, wie ich unten zeigen werde, in der stattgefundenen Krümmung selbst eine Ursache liegt, durch welche der Grenzwinkel eine Vergrösserung erfährt; die Nebenwurzeln pflegen nämlich nach der Umkehrung der Pflanzen nicht genau denselben Grenzwinkel zu erreichen, sondern einen etwas grösseren als vorher, was zumal bei wiederholter Umkehrung deutlich hervortritt.

Man kann, um eine leichtere Ausdrucksweise zu gewinnen, die Grösse des Grenzwinkels als eine Art Maass für die Fähigkeit zum Geotropismus der Wurzeln betrachten, d. h. solche Wurzeln, deren Grenzwinkel kleiner ist, können als in höherem Grade geotropisch betrachtet werden. Wir könnten in diesem Sinne daher auch sagen, die Nebenwurzeln sind im Allgemeinen weniger geotropisch als die Hauptwurzeln und zwar um so weniger, je grösser ihr specifischer Grenzwinkel ist. Es scheint nun, dass die geotropische Fähigkeit, oder wenn man will, die Empfindlichkeit für den krümmenden Einfluss der Schwere und der Centrifugalkraft, insofern sich dieselbe durch den Grenzwinkel messen lässt, durch äussere Eingriffe gesteigert oder geschwächt werden kann. Hierher gehört vor Allem die Beobachtung, dass, wenn man eine Hauptwurzel 3 oder 4 cm unterhalb ihrer Basis quer durchschneidet, die Nebenwurzeln, welche dann nahe an dem Querschnitt hervorbrechen, in viel höherem Grade die Fähigkeit besitzen, sich senkrecht abwärts zu richten, als die von dem Querschnitt entfernteren Nebenwurzeln. Es tritt das ganz besonders auffallend dann hervor, wenn man die Keimpflanze mit abgestutzter Hauptwurzel in umgekehrter Lage sich weiter entwickeln lässt; während die vom Querschnitt entfernteren Nebenwurzeln Grenzwinkel von 50—70° bilden, krümmen sich die dicht unter dem Querschnitt austretenden so stark, dass sie dann beinahe senkrecht abwärts wachsen oder Grenzwinkel von 10—20° bilden. Man sieht sofort, dass hier ein ähnliches Verhalten obwaltet, wie bei aufrechten Stengeln mit schiefen Seitensprossen; wird der Gipfel des Hauptstengels oberhalb eines Seitensprosses weggeschnitten, so richtet sich dieser stärker auf und kann senkrecht fortwachsend den Gipfel des Hauptsprosses gewissermassen ersetzen.

Von äusseren Umständen, welche die Grösse des Grenzwinkels oder die geotropische Krümmungsfähigkeit beeinflussen, ist die Feuchtigkeit der Erde und vielleicht auch die Höhe der Temperatur zu nennen. Was zu-

nächst den Einfluss des Wasserreichthums der Erde betrifft, so gelang es mir allerdings nicht, ganz befriedigende Ergebnisse zu gewinnen. Durch gelegentliche Beobachtung wurde ich darauf aufmerksam, dass wenn die Keimpflanzen von Faba ihr Wurzelsystem in sehr wasserarmer Erde entwickelten, die Nebenwurzeln häufig fast horizontal oder doch unter sehr grossen Grenzwinkeln fortwuchsen, während sie in sehr feuchter Erde und in Wasser häufig unter 30—40° schief abwärts wachsen. Diese Wahrnehmung veranlasste mich zu einigen Versuchen, von denen ich nur einen hier beschreiben will. Eine Keimpflanze von Faba, die vorher in Wasser einige Zeit gelegen hatte, um sich recht vollzusaugen, wurde in einem Erdkasten mit sehr mässig feuchter Erde hinter die Glaswand eingesetzt, bevor die Nebenwurzeln ausgetreten waren. Bei niederer Temperatur (12—15° C.) und in Folge der geringen Erdfeuchtigkeit entwickelten sich die Nebenwurzeln sehr langsam; als sie eine hinreichende Länge erreicht hatten, wurden die Spitzen einiger an der Glaswand mit Papierindices bezeichnet, dann wurde die Erde mit Wasser gesättigt und nachdem die Wurzeln abermals 3 Tage fortgewachsen waren, die Richtung und Länge der vor und nach dem Begiessen gewachsenen Theile bestimmt. Es fand sich folgendes Resultat:

Vor dem Begiessen (in trockener Erde).

Wurzel	Grenzwinkel [1])	Länge des geraden Stückes
obere A	85°	18 mm
B	60°	33 „
C	60°	22 „
D	50°	12 „
untere E	50°	10 „

Nach dem Begiessen erfolgte schon binnen einiger Stunden eine plötzliche Abwärtskrümmung der Nebenwurzeln, worauf sie in den folgenden drei Tagen wieder geradeaus fortwuchsen; die Messung ergab nach dem Begiessen

Wurzel	Grenzwinkel	Länge des geraden Stückes
A	35°	15 mm
B	40°	30 „
C	20°	14 „
D	20°	14 „
E	15°	7 „

Gleiche Ergebnisse erhielt ich von einigen anderen ähnlichen Versuchen, in anderen Fällen jedoch war es nicht möglich, durch Begiessen eine Verminderung des Grenzwinkels zu erzielen; dadurch wird jedoch das positive Ergebniss um so weniger entwerthet, als die Nebenwurzeln in ihrem Ver-

[1]) Diese und ähnliche Winkelmessungen wurden mit Hilfe eines auf einem dünnen Glimmerplättchen eingeritzten Transporteurs ausgeführt.

halten gegen äusseren Einflüsse der mannigfaltigsten Art bald sehr empfindlich, bald sehr unempfindlich sind, so dass das Experimentiren mit ihnen zu den zeitraubendsten und unerfreulichsten Beschäftigungen gehört.

Noch weniger Sicheres weiss ich in Bezug auf die Temperaturwirkung zu sagen; gelegentliche Wahrnehmungen, die ich erst künftig experimentell prüfen werde, legen mir die Annahme nahe, dass Nebenwurzeln, welche bei einer relativ niedrigen Temperatur unter einem bestimmten Grenzwinkel schief abwärts gewachsen sind, durch erhebliche Steigerung der Temperatur dazu veranlasst werden könnten, von Neuem steiler abwärts zu biegen und dann unter kleinerem Grenzwinkel weiter zu wachsen. Doch ist dies zunächst eine blosse Vermuthung, die ich hier einstweilen angedeutet haben möchte.

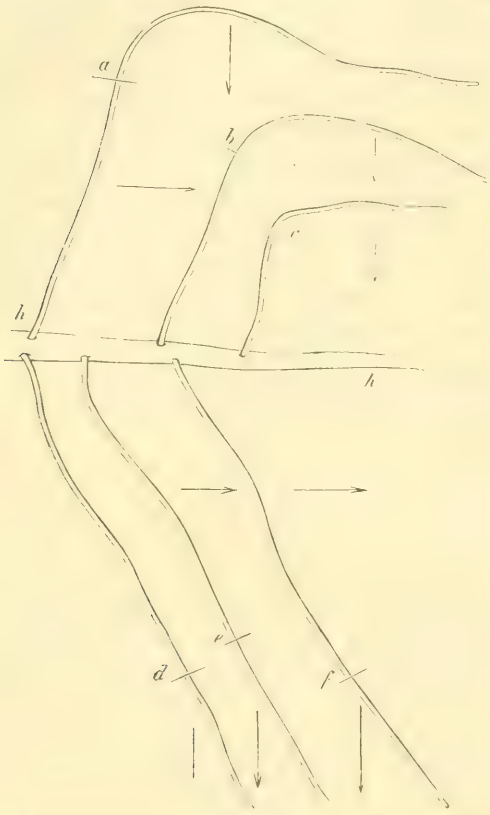


Fig. 80.

Phaseolus multiflorus, hinter Glaswand in Erde; anfangs in normaler Lage; nachdem die Nebenwurzeln bis zu den Punkten *a* . . . *f* gewachsen waren, wurde der Kasten so gestellt, dass die Hauptwurzel *h h* horizontal zu liegen kam.

§ 43. Verhalten auf- und abwärts gerichteter Nebenwurzeln. Das im vorigen § über den geotropischen Grenzwinkel Gesagte verhilft uns zu einer Erklärung derjenigen Erscheinungen, welche an auf- und abwärts gerichteten Nebenwurzeln auftreten. Lässt man das Wurzelsystem von Faba, Phaseolus, Cucurbita hinter der Glaswand eines Erdkastens in normaler Richtung sich entwickeln, und dreht man dann den Kasten so um, dass die vorher senkrechte Hauptwurzel (Fig. 80) *h h* jetzt horizontal liegt, bezeichnet man die Lage der Wurzelspitzen zu dieser Zeit, wie es bei *a*—*f* in Fig. 80 geschehen ist, und lässt man nun das Ganze einige Tage so stehen, so findet man dann die weiter gewachsenen Nebenwurzeln zum Theil geotropisch gekrümmt, zum Theil nicht; besonders fällt es auf, dass für gewöhnlich nur die in Folge der Umdrehung aufgerichteten Nebenwurzeln geotropische Krümmungen zeigen, während die in Folge der Umdrehung

abwärts gerichteten gewöhnlich ohne geotropische Krümmung in der ihnen gegebenen Richtung fortwachsen (Fig. 80, 81). Um dieses anscheinend sehr auffallende Verhalten erklärlich zu finden, können wir das bisher über den Grenzwinkel Gesagte benutzen, wobei ich den Leser noch einmal daran erinnern muss, wohl zu beachten, dass wir unter Neigungswinkel einen Winkel verstehen, welchen die Vertikale mit dem akroskopen Theil einer Wurzel einschliesst und dass ferner der Grenzwinkel derjenige kleinste Neigungswinkel ist, bei welchem die geotropische Wirkung erlischt.

Betrachten wir nun zunächst nur diejenigen Nebenwurzeln, welche aus der Hauptwurzel selbst (nicht aber aus ihrer Basis oder dem hypocotylen Glied) entspringen, so leuchtet ein, dass alle diese Nebenwurzeln, wenn sie vor der Umlegung des Kastens unter einem bestimmten Grenzwinkel schief abwärts gewachsen waren, nach der Umlegung schief aufwärts oder schief abwärts gerichtet sein müssen (vergl. Fig. 80). Betrachten wir nun zunächst wieder die in Folge der Umlegung schief aufgerichteten Nebenwurzeln, so leuchtet ein, dass, wenn sie vorher einen Grenzwinkel kleiner als 90^0 hatten, sie nun in Folge der Umkehrung einen Neigungswinkel grösser als 90^0 haben müssen; jedenfalls also ist der ihnen gegebene Neigungswinkel grösser als der ihnen eigenthümliche Grenzwinkel, es wird demzufolge eine geotropische Krümmung eintreten können, welche so lange dauert, bis die fortwachsenden Spitzen wieder eine Neigung gewinnen, welche dem Grenzwinkel der betreffenden Wurzel gleich ist; so geschieht es in der That, wie Fig. 80 bei *a b c* und Fig. 81 bei *b* erkennen lässt; diese Figuren sind wie auch die anderen, wo es auf genaue Wiedergabe der Richtungsverhältnisse ankam, dadurch hergestellt worden, dass ich auf die Glaswand des Erdkastens, hinter welcher die beobachteten Wurzeln sich befanden, dünne Glimmerplatten auflegte; durch Einritzen wurde ein möglichst genaues Bild der betreffenden Wurzeln auf der Glimmerplatte gewonnen und von dieser dann auf Papier übertragen. Um die Grösse des Grenzwinkels vor und nach der geotropischen Krümmung besser beurtheilen zu können, ist auch in diesen Figuren die Richtung der Schwerkraft vor und nach der Umlegung des Kastens durch Pfeile angedeutet.

Betrachten wir nun ebenso die in Folge der Umdrehung des Kastens schief abwärts gerichteten Nebenwurzeln, welche aus der Hauptwurzel selbst entspringen, wie *d, e, f* in Fig. 80 und *c d* in Fig. 81, so bemerkt man, dass dieselben in Folge der Umkehrung keinerlei geotropische Krümmung erfahren haben, sondern in der ihnen gegebenen Richtung geradeaus weiter gewachsen sind. Man bemerkt aber, dass der Grenzwinkel von *d e f* in Fig. 80 vor der Umkehrung ungefähr 45^0 betrug, folglich musste der Neigungswinkel in Folge der Umdrehung wieder $= 45^0$, also gleich dem Grenzwinkel sein; es war folglich kein Grund zu einer weiteren Krümmung vorhanden. Die Wurzeln *d d* in Fig. 81 dagegen waren vor der Umdrehung

des Kastens unter einem Grenzwinkel von ungefähr 80° und 90° gewachsen, folglich betrug ihre Neigung nach der Umdrehung etwa 10°, resp. 0°, der Neigungswinkel war also viel kleiner als der Grenzwinkel und auch hier konnte also eine geotropische Krümmung nicht eintreten. Ueberhaupt wird im Allgemeinen in Folge der Umdrehung bei den hiedurch abwärts gerichteten Nebenwurzeln keine geotropische Krümmung eintreten können, wenn der Grenzwinkel derselben zwischen 45 und 90° liegt. Kommt dagegen der seltene Fall vor, dass der Grenzwinkel vor der Umdrehung kleiner als 45° war, so bekommt die Wurzel in Folge der Umdrehung einen Neigungswinkel, welcher grösser als 45° und folglich auch grösser als der betreffenden Wurzel eigenthümliche Grenzwinkel ist; in diesem Falle wird sich also die abwärts gerichtete Nebenwurzel so lange krümmen, bis ihre Spitze wieder den Grenzwinkel erreicht hat. Ich unterlasse es ausführliche Nachweisungen mit Zahlen für das Gesagte zu geben, da es bei den häufigen Verbiegungen der dünnen Wurzeln in der Erde sehr schwer ist, genaue Winkelmessungen anzustellen; das hier Mitgetheilte stützt sich aber auf sehr zahlreiche Beobachtungen, die einer anderen Erklärung als der gegebenen gewiss nicht zugänglich sind.

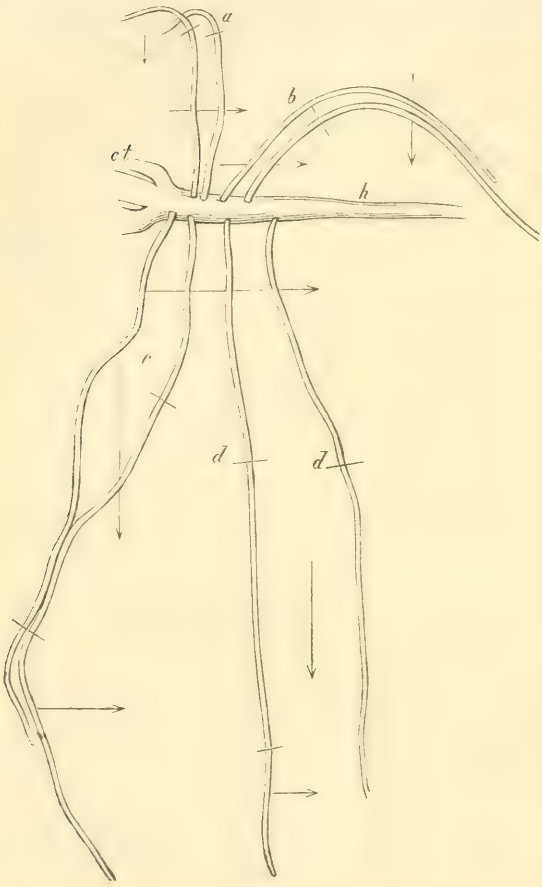


Fig. 81.

Phaseolus multiflorus in Erde hinter Glaswand; *c t* die Stiele der Kotyledonen; das Wurzelsystem anfangs in normaler Lage entwickelt; als die Nebenwurzeln bis zu den Punkten *a b c d* gekommen waren, wurde der Kasten umgelegt, dass die Hauptwurzel *h* horizontal lag. Später wurde der Kasten wieder normal gestellt, wie die unteren (hier horizontalen) Pfeile andeuten.

Gehen wir nun nochmals auf unsere Figur 81 zurück, so bemerkt man, dass die aus dem hypokotylen Glied entspringenden Nebenwurzeln (von

Phaseolus) vor der Umkehrung zum Theil horizontal gewachsen waren wie *a* oder schief aufwärts wie *c*. Nach der Umkehrung waren die ersteren senkrecht aufgerichtet und sie hätten sich eigentlich gar nicht krümmen sollen; dennoch haben sie sich energisch nach der Stengelseite der Keimpflanze hingewendet. Es ist wahrscheinlich, dass hier die Hyponastie dieser Wurzeln zunächst eine leichte Krümmung nach der Stengelseite hin bewirkt hat; dadurch wurde ein für den Geotropismus günstiger Neigungswinkel erzielt und die geotropische Krümmung konnte nun weiter fortschreiten; in diesem Falle also konnten Hyponastie und Geotropismus gleichsinnig zusammenwirken, während bei den abwärts gerichteten Wurzeln *c* beide einander entgegenwirken mussten [1]).

§ 44. Aenderung des Grenzwinkels bei wiederholter Auf- und Abwärtskrümmung. Wird ein in Erde hinter Glaswand entwickeltes Wurzelsystem, nachdem die Nebenwurzeln eine Strecke weit gerade-

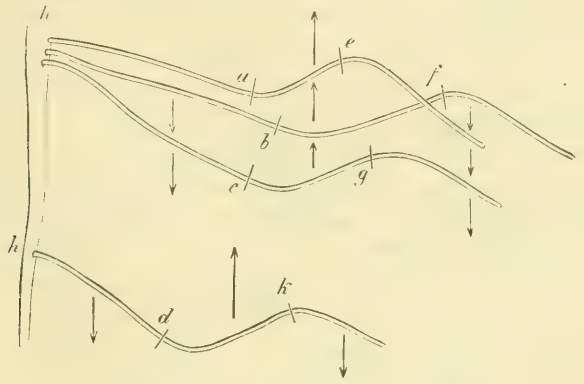


Fig. 82.

Vicia Faba in Erde hinter Glaswand; aufrecht in normaler, dann in inverser, dann wieder in normaler Stellung, wie die Pfeile angeben.

aus gewachsen sind, vollständig umgekehrt, so dass die Hauptwurzel ihre Spitze aufwärts richtet, und wird die Pflanze in dieser Lage belassen, bis die Nebenwurzeln wieder ihren Grenzwinkel erreicht haben, wird sie dann wieder vollständig umgekehrt, so dass die Hauptwurzel wieder nach unten gerichtet ist, und lässt man die Nebenwurzeln abermals so lange wachsen, bis sie ihren Grenzwinkel erreicht haben und dem entsprechend geradeaus wachsen, wie es z. B. bei der in Figur 82 dargestellten Pflanze geschehen ist; wo die auf- und abwärts gerichteten Pfeile die Richtung der Schwerkraft in Bezug auf die Wurzeln in auf einander folgenden Zuständen an-

[1]) Viel schlagender, als in den hier abgebildeten Fällen traten die fraglichen Erscheinungen später bei Versuchen mit Cucurbita hervor, die zu derartigen Beobachtungen sehr geeignet ist.

deuten, — so bemerkt man, dass die in den drei auf einander folgenden Zuständen erreichten Grenzwinkel für jede Wurzel beinahe dieselben sind. Sehr häufig tritt jedoch ganz besonders bei Faba und noch auffallender bei denen der Knollentriebe der Kartoffel die Erscheinung auf, dass der Grenzwinkel einer Nebenwurzel nach jeder erfolgten Krümmung etwas grösser wird als vorher. Würde nämlich die geotropische Krümmung nach jeder Umkehrung soweit fortschreiten, bis der Grenzwinkel wieder genau der frühere ist, dann müsste das nach der zweiten Umkehrung gerade gewachsene Stück genau parallel sein mit demjenigen Stück derselben Wurzel, welches vor der ersten Umkehrung gerade gewachsen ist; das ist jedoch sehr häufig nicht der Fall, sondern das nach der zweiten Umkehrung gerade gewachsene Stück

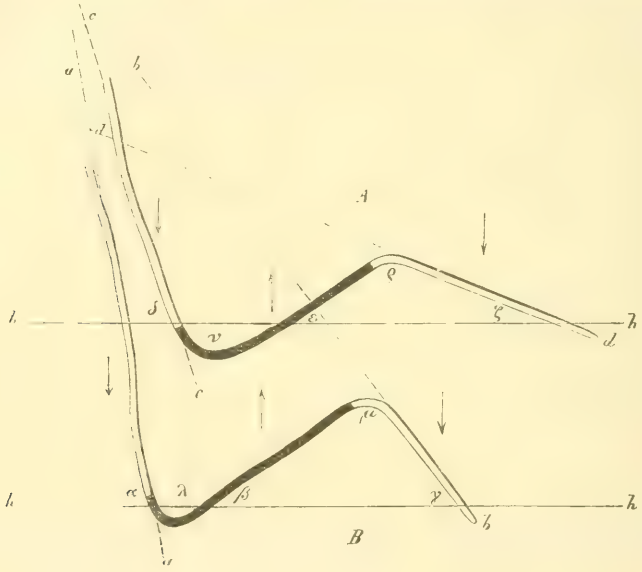


Fig. 83.
Nebenwurzeln aus einem Knollentrieb von Solanum tuberosum.

verfolgt eine Richtung, welche, wenn man sie rückwärts verlängert, die Richtung desjenigen Stückes schneidet, welches vor der ersten Umkehrung geradeaus gewachsen ist; mit anderen Worten heisst das, der geotropische Grenzwinkel bei dem dritten Stück ist grösser als bei dem ersten. Ist man nun auf diese Thatsache aufmerksam geworden, so findet man dann auch leicht, dass das nach der ersten Umkehrung gerade gewachsene Stück schon einen etwas grösseren Grenzwinkel bildet, als das vorher gerade gewachsene Stück. Es zeigt sich also, dass nach jeder Umkehrung der Grenzwinkel etwas grösser geworden ist, oder mit anderen Worten, dass nach jeder Umkehrung die geotropische Krümmung unvollständiger wird. Sehr deutlich tritt dieses Verhalten in Figur 83 hervor, welche zwei Nebenwurzeln von Solanum

tuberosum darstellt; die Erscheinung ist bei der oberen Wurzel *A* dieselbe, wie bei der unteren Wurzel *B*, nur dass bei *A* der Grenzwinkel von vornherein etwas grösser ist als bei *B* und dass dem entsprechend bei *A* auch die nach den Umkehrungen erreichten Grenzwinkel grössere sind. Die Linien *h h* repräsentiren die horizontale Richtung, die auf- und abwärts gerichteten Pfeile zeigen, in welcher Richtung die Wurzeln in den verschiedenen Zuständen von der Schwere affizirt wurden; die griechischen Buchstaben δ, ε, ζ, dann α, β, γ zeigen die Winkel an, welche die Wurzelstücke mit der Horizontalen machen; diese Winkel sind natürlich um so kleiner, je grösser die geotropischen Grenzwinkel der betreffenden Wurzelstücke sind. Die schwarz gehaltenen Theile beider Wurzeln sind nach der ersten Umkehrung gewachsen, die bloss kontourirten Theile vor der ersten und nach der zweiten Umkehrung gebildet. Die Krümmungen bei ν und λ sind nach der ersten Umkehrung, die Krümmungen μ und ϱ nach der zweiten Umkehrung entstanden. Man sieht an der Figur sehr deutlich, wie nach jeder Umkehrung die Nebenwurzeln mit der horizontalen einen kleineren Winkel bilden, wie zumal der Winkel ζ viel kleiner als δ, der Winkel γ kleiner als α ist und dass dem entsprechend die Grenzwinkel der entsprechenden Wurzelstücke grösser sind. Ueber die Ursache dieser Veränderung des Grenzwinkels bei wiederholter Umkehrung weiss ich gegenwärtig keine Auskunft zu geben; man kann die Erscheinung vielleicht auch so auffassen, dass durch jede vorausgegangene geotropische Krümmung die Krümmungsfähigkeit einer Wurzel vermindert wird. Auch hier, wie bei verschiedenen anderen Erscheinungen an Nebenwurzeln kam es mir zunächst mehr darauf an, das thatsächlich Beobachtete im Zusammenhang hervorzuheben, um so die Eigenthümlichkeiten der Nebenwurzeln, in einem Gesammtbild hervortreten zu lassen. Es wird Aufgabe noch weiterer und zum Theil sehr zeitraubender Untersuchungen sein, die hier noch unerledigt gelassenen Fragen vollständig zu beantworten.

Nebenwurzeln der zweiten Ordnung.

§ 45. Als Nebenwurzeln zweiter Ordnung bezeichne ich alle diejenigen Wurzeln, welche aus Nebenwurzeln der ersten Ordnung entspringen. Ein genaues Studium ihrer Wachsthumserscheinungen ist mit noch viel grösseren Schwierigkeiten verbunden, als bei den Nebenwurzeln der ersten Ordnung, da die Pflanzen in diesem Fall noch länger kultivirt werden müssen und die Nebenwurzeln der zweiten Ordnung sehr dünn sind, oft kaum 0,1—0,2 mm Dicke erreichen und dabei gewöhnlich ein begrenztes Wachsthum zeigen, indem sie meist aufhören sich zu verlängern, wenn sie etwa 2—3 cm lang geworden sind. Für eine genauere Beobachtung der Nebenwurzeln zweiter Ordnung ist übrigens unsere bisherige Hauptver-

suchspflanze, die Vicia Faba, höchst ungeeignet, da sie erst in höherem Alter, wenn bereits die ersten Blüthen sich öffnen, solche Wurzeln bildet; und zudem sind dieselben sehr wenig zahlreich, nur ab und zu bildet die eine oder andere Nebenwurzel hie und da einige Tochterwurzeln. Viel zweckmässiger ist in dieser Beziehung schon Phaseolus multiflorus, welche schon während der Keimungsperiode Nebenwurzeln zweiter Ordnung erzeugt (Fig. 84 *nn*). Ein günstiges Beobachtungsmaterial ist auch die Kartoffel, deren aus Knollentrieben entwickelte Nebenwurzeln erster Ordnung eine sehr grosse Zahl von solchen zweiter Ordnung erzeugen die noch dazu eine ziemlich beträchtliche Länge erreichen. Die aus den Halmknoten von Phragmites entspringenden Nebenwurzeln erzeugen zwar sehr zahlreiche, aber sehr dünne und ziemlich kurz bleibende Nebenwurzeln der zweiten

Fig. 84.

Phaseolus multiflorus in feuchter Erde hinter Glaswand; *h* Hauptwurzel, *n* Nebenwurzeln der ersten, *nn* solche der zweiten Ordnung. Die rauhe Horizontallinie bedeutet die Erdoberfläche.

Ordnung Unter den von mir beobachteten Pflanzen ist insofern Cucurbita Pepo die günstigste, als ihre Nebenwurzeln der zweiten Ordnung nicht nur frühzeitig schon während der Keimung, wenn die Kotyledonen ungefähr ihre halbe definitive Länge erreicht haben, zum Vorschein kommen, sondern auch in sehr grosser Zahl an jeder einzelnen Mutterwurzel, an welcher sie in vier kreuzweis gestellten Reihen hervortreten.

Messungen über die Vertheilung des Längenwachsthums und über die Kurve der Partialzuwachse an diesen dünnen Wurzeln zu machen, habe ich der praktischen Schwierigkeiten wegen und bei den voraussichtlich allzu grossen Irrthümern, denen man da ausgesetzt ist, nicht vorgenommen.

Das Wichtigste, was ich von den Nebenwurzeln zweiter Ordnung der genannten Pflanzen mitzutheilen habe, ist die Thatsache, dass es mir niemals gelungen ist, an denselben irgend eine geotropische Krümmung wahrzunehmen; sie wachsen aus ihren Mutterwurzeln meist rechtwinklig hervor und verlängern sich geradeaus, sei es senkrecht aufwärts, abwärts, horizontal oder in irgend einer schiefen Richtung gegen die Vertikale; in dieser Beziehung verhalten sie sich in lockerer Erde ganz ebenso, wie wenn das Wurzelsystem von Wasser umgeben ist.

Doch verlaufen die Nebenwurzeln der zweiten Ordnung wahrscheinsich in Folge ihrer sehr geringen Dicke und Steifheit in noch höherem Grade als die der ersten Ordnung in geschlängelten Linien, wenn sie sich im Boden entwickeln, im Wasser dagegen wachsen sie geradeaus. Auch wenn man den Erdkasten, in welchem die Nebenwurzeln von Cucurbita, Phaseolus, Solanum tuberosum sich entwickeln, um 90 oder 180° umdreht, bemerkt man keinerlei Veränderung in ihren Richtungsverhältnissen, aus welcher man auf eine geotropische Wirkung an ihnen schliessen könnte. Es scheint daher, dass die Nebenwurzeln der zweiten Ordnung wirklich nicht oder nur in unmerklichem Grade geotropisch sind; dass daran jedoch nicht die Steifheit ihrer Wurzelhaube und die Kürze ihrer wachsenden Region schuld ist, wie Hofmeister (Berichte der kgl. sächs. Gesellschaft 1860 p. 202) annimmt, wird, wie ich glaube, hinreichend durch das bei Fig. 76 in § 41 über die Nebenwurzeln erster Ordnung Gesagte dargethan.

Das Fehlen des Geotropismus dieser Nebenwurzeln zweiter Ordnung hängt wahrscheinlich davon ab, dass der Geotropismus ihrer Mutterwurzeln, nämlich der Nebenwurzeln erster Ordnung, schon schwach ist; diese Annahme stützt sich auf die Beobachtung, dass, wenn die Nebenwurzeln erster Ordnung selbst stark geotropisch sind, ihre Nebenwurzeln zweiter Ordnung noch schwachen Geotropismus zeigen. So fand ich es bei Zea Mais; nimmt man kräftige Pflanzen vor der Blüthe aus der Erde, schneidet sämmtliche Wurzeln ab, mit Schonung der oberen aus den Stammknoten austretenden und setzt diesen Theil in Erde (hinter Glaswand), so wachsen die Knotenwurzeln sehr rasch und unter sehr spitzem Grenzwinkel abwärts; auch die aus ihnen entspringenden Nebenwurzeln zweiter Ordnung sind sämmtlich schief abwärts gerichtet; kehrt man nun den Kasten um, so bemerkt man an den letzteren sehr deutliche geotropische Krümmungen, ähnlich wie sonst an Nebenwurzeln erster Ordnung.

Beachtet man die merkwürdige Abstufung der geotropischen Fähigkeit bei den Wurzeln verschiedenen Grades eines Wurzelsystems, so bemerkt man leicht, dass hier eine sehr zweckmässige oder dem Pflanzenleben nützliche Einrichtung vorliegt: wären die Nebenwurzeln der ersten und zweiten Ordnung mit demselben Geotropismus versehen wie die Hauptwurzel, so würden natürlich sämmtliche Wurzeln, die sich aus einer Hauptwurzel oder

aus einer die Hauptwurzel vertretenden Nebenwurzel entwickeln, dicht nebeneinander wie in ein Bündel zusammengedrängt abwärts wachsen, sich gegenseitig stören und die Nahrungsstoffe des Bodens, besonders aber die Feuchtigkeit desselben, höchst unvollkommen ausnutzen. Ganz anders dagegen gestaltet sich das Bild eines Wurzelsystems in Folge der verschiedenen geotropischen Befähigung der auseinander hervorwachsenden Wurzeln: die Hauptwurzel, mit kräftigem Geotropismus begabt, dringt senkrecht in die Tiefe, die aus ihr hervorkommenden Nebenwurzeln erster Ordnung entspringen in verschiedenen Tiefen des Bodens und können schief abwärtswachsend die verschiedenen übereinander liegenden Schichten desselben ausnutzen; durch sie wird zugleich der horizontale Umfang des ganzen Wurzelsystems bestimmt; auch sie dringen zwar vermöge ihres Geotropismus und in einer durch den Grenzwinkel bestimmten Richtung nach und nach in die Tiefe des Bodens, aber ihre fortwachsenden Spitzen entfernen sich dabei mehr und mehr von der Hauptwurzel und den Nebenwurzeln der anderen Orthostichen; auch entfernen sich die fortwachsenden Spitzen der Nebenwurzeln einer Orthostiche um so mehr von einander, je länger sie werden, weil, wie wir oben gesehen haben, die obersten Nebenwurzeln beinahe oder wirklich horizontal wachsen, während die anderen um so steiler abwärts gerichtet sind, je tiefer unten an der Hauptwurzel sie entstehen. Indem so die Nebenwurzeln erster Ordnung von der Hauptwurzel aus in verschiedenen Tiefen den Boden nach drei, vier, fünf oder mehr Richtungen hin durchstrahlen, bleiben zwischen ihnen noch immer beträchtliche Räume übrig, in welchen Wasser und Nährstoff aufzusammeln ist; diese Räume nun werden von den Nebenwurzeln der zweiten Ordnung durchwachsen und es ist sehr nützlich, dass diese keine Neigung haben abwärts zu wachsen, sondern nach rechts und links, nach oben und unten die Erde durchsetzen, denn auf diese Weise werden die zwischen den Nebenwurzeln erster Ordnung liegenden Räume am besten nach allen Richtungen hin von Wurzeln durchzogen. So wird es dem Wurzelsystem möglich, den von ihm occupirten Bodenraum in merkwürdig vollständiger Weise auszunutzen, was in um so höherem Grade geschieht, als die Ausnutzung von der Hauptwurzel beginnend nach und nach in centrifugaler Richtung fortschreitet, und so immer neue und weiter entferntere Bodenräume der Pflanze tributär gemacht werden.

§ 46. Hervortreten der Wurzeln über die Erdoberfläche. Im zweiten Heft dieser „Arbeiten“ p. 221 habe ich auf die Thatsache hingewiesen, dass, wenn man Pflanzen in Blumentöpfen kultivirt, deren Erde beständig feucht gehalten wird, zumal dann, wenn in geschlossenen Räumen die Erdoberfläche vor dem Austrocknen geschützt ist, dass dann zahlreiche Wurzeln aus der Erdoberfläche hervortreten und dabei eigenthümliche Krümmungen auf- und abwärts zeigen. Damals musste ich mich

genügen, die Thatsache als solche mitzutheilen; seit ich aber die in der hier vorliegenden Abhandlung beschriebenen Eigenschaften der Nebenwurzeln kennen gelernt habe, ist es möglich, jene Erscheinungen richtig zu deuten.

Die über die Erdoberfläche hervortretenden Wurzeln sind, wie Fig. 84 zeigt, zum Theil Nebenwurzeln erster, meist aber solche zweiter Ordnung. Von den Nebenwurzeln erster Ordnung sind es die oberhalb der Wurzelbasis aus dem hypokotylen Glied entspringenden, welche vermöge ihrer Hyponastie und bei ihrem sehr geringen Geotropismus schief aufwärts wachsen und so endlich unter sehr spitzem Winkel über die horizontale Erdoberfläche hervortreten. Die zahlreichen Nebenwurzeln zweiter Ordnung aber, welche auf der Oberseite derartiger Wurzeln, sowie solcher Nebenwurzeln erster Ordnung entspringen, welche horizontal oder fast horizontal wachsen, streben, da sie überhaupt nicht geotropisch sind und einfach geradeaus wachsen, aufwärts (senkrecht oder schief) und kommen so endlich aus der Erde heraus an die Luft, wie aus Fig. 84 ebenfalls leicht ersichtlich ist. — Dass dies bei der gewöhnlichen Kultur, wo die Blumentöpfe am Fenster eines Zimmers oder im Freien stehen, nicht bemerkt wird, geschieht offenbar aus dem Grunde, weil in diesen Fällen die obere Erdschicht bald nach dem Begiessen stark austrocknet, und weil die über der Erdoberfläche befindliche Luft zu trocken ist. Beides bewirkt, dass die an die Erdoberfläche kommenden meist sehr dünnen Wurzelspitzen vertrocknen und nicht weiter wachsen; ist dagegen die obere Erdschicht beständig feucht, und die darüber lagernde Luft nicht allzu trocken, so wachsen die betreffenden Wurzelspitzen nicht nur bis an die Erdoberfläche, sondern sie verlängern sich auch noch oberhalb derselben. Dabei verändern sie jedoch bald ihre aufwärts gehende Richtung; in Folge des im II. Heft p. 209 ff. beschriebenen Einflusses feuchter Flächen (hier der Erdoberfläche) auf in Luft wachsende Wurzeln, krümmen sich diese nun schief abwärts, der Erdoberfläche zu, bis sie diese berühren, wobei die fortwachsende Spitze unter meist sehr spitzem Winkel die Erde trifft. In diesem Fall kann nun zweierlei stattfinden: entweder die Wurzel wächst der Erdoberfläche angeschmiegt horizontal weiter oder sie erhebt sich wieder schief aufwärts, um dasselbe Spiel zu wiederholen und auf- und abwärts geschlängelt über die Erde hinzulaufen (Fig. 84). Ersteres mag in Folge des Reizes geschehen, den die Berührung eines festen Körpers auf die wachsenden Wurzeln übt, wie ich in § 23 gezeigt habe; dieser Ursache ist es auch zuzuschreiben, wenn derartige aus der Erde herauftauchende Wurzeln am Rande des Topfes diesem dicht angeschmiegt empor, dann auf der Aussenseite wieder abwärts wachsen, wie es zumal bei den Aroideen häufig zu sehen ist. Das Auf- und Abschlängeln anderer Wurzeln auf der Erdoberfläche dagegen ist offenbar dieselbe Erscheinung, die ich im § 11 beschrieben habe: die unter spitzem Winkel auf die Erdoberfläche sich herabneigenden Wurzelspitzen

sind in der Luft erschlafft (gewelkt) und indem ihre Unterseite die feuchte Erdoberfläche berührt, turgescirt sie stärker, die Spitze krümmt sich aufwärts, wie wenn eine erschlaffte Wurzel horizontal auf Wasser gelegt wird; indem sie nun schief aufwärts weiter wächst, krümmt sie sich wieder schief abwärts, in Folge der Fernewirkung der feuchten Erdoberfläche, bis eine neue Berührung mit dieser und in Folge dessen eine neue Aufwärtskrümmung erfolgt.

Welche von diesen, die Richtung der ausgetretenen Wurzeln bestimmenden Ursachen, nämlich Berührungsreiz fester Körper, Fernewirkung feuchter Oberflächen und einseitige stärkere Turgescenz bei Berührung feuchter Oberflächen in jedem einzelnen Falle den Ausschlag giebt, lässt sich eben nur aus dem Erfolg errathen; dass aber die genannten Ursachen die Wachsthumsrichtung von Wurzeln bestimmen, glaube ich zur Genüge nachgewiesen zu haben.

Ist die Abwärtskrümmung der in die Luft hinaufgewachsenen Wurzeln sehr energisch, treffen sie unter einem nahezu rechten oder doch nicht sehr spitzen Winkel auf die Erdoberfläche, so dringen sie in diese ein, weil in diesem Falle eine hinreichende Differenz der Befeuchtung von Ober- und Unterseite bei der Berührung mit der Erde nicht zu Stande kommt.

Es bedarf schliesslich kaum der Erwähnung, dass auch Nebenwurzeln dritter und höherer Ordnung, wo sie sich bilden (z. B. solche dritter Ordnung bei dem Kürbis), aus der Erdoberfläche auftauchen können.

Wenn endlich in sehr feuchter Luft Wurzeln oberhalb der Erde aus dem Stengel hervorbrechen, wie Duchartre bei Hortensia, Veronica Lindleyana beobachtete und auch sonst häufig vorkommt, und wenn diese Wurzeln dann horizontal oder schwach nach unten gewendet in der Luft fortwachsen, so mag daran zum Theil Mangel an Geotropismus, in manchen Fällen Aufhebung desselben durch Hyponastie schuld sein und auf alle Fälle haben wir da als mitwirkenden Faktor dieselbe Erscheinung, welche in der vorliegenden Abhandlung mehrfach erwähnt wurde, dass nämlich auch geotropische Wurzeln, wenn sie in Luft (ohne Benetzung) wachsen, ihren Geotropismus theilweise oder ganz verlieren und von dem Mutterorgan geradeaus wachsen.

Ich schliesse diese Mittheilungen mit dem Hinweis, dass ich meine Untersuchungen über die Wurzeln noch nicht für abgeschlossen erachte.

Würzburg, 13. Juli 1874.

XXXIII.

Ueber die mechanischen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile

habe ich in der 3. Auflage meines Lehrbuches der Botanik von 1873 (und gleichlautend in der 4. Auflage von 1874) ein circa 100 Seiten langes Kapitel geschrieben, in welchem ich es versuchte, die wichtigsten mechanischen Ursachen und Wirkungen des Wachsthums der Gewebeschichten, und zwar vorwiegend der in Streckung begriffenen Sprossachsen, unter allgemeinen Gesichtspunkten, gestützt auf meine eigenen, jahrelangen Beobachtungen zusammenzufassen. Indem ich wegen der theoretischen Betrachtungen auf diese Abhandlung verweise, halte ich es für zweckmässig und dem Sinne der vorliegenden Sammlung entsprechend, eine Reihe rein thatsächlicher Angaben über die allgemeinen Eigenschaften der wachsenden Organe aus dem genannten Buche hier auszugsweise aufzunehmen, da man dieselben wohl in einem Lehrbuch nicht suchen würde und dieses selbst seit vielen Jahren im Buchhandel nur noch selten antiquarisch zu haben ist; auch stellt das dort Mitgetheilte mehr eine selbständige Abhandlung, als ein Kapitel eines Lehrbuchs dar, jedenfalls werden die vorausgehenden und die nachfolgenden Abhandlungen über das Wachsthum dadurch ergänzt.

1. Ueber Dehnbarkeit und Elasticität wachsender Stengel und Wurzeln (Dritte Aufl. des Lehrbuchs 1873 p. 688—694).

Verglichen mit der der fertigen ausgewachsenen Internodien und Theile von Internodien ist die Dehnbarkeit rasch wachsender Theile sehr beträchtlich, ihre Elasticität dagegen sehr unvollkommen; je mehr sich aber das Holz einer wachsenden Stelle des Organs ausbildet, desto mehr steigt die Elasticität, desto mehr aber sinkt auch die Dehnbarkeit. Bei jungen (nicht verholzten) Wurzeln dagegen ist umgekehrt der Widerstand gegen Biegung

an jüngsten Theilen grösser als an älteren, zumal solchen, welche ihr Längenwachsthum vor einiger Zeit beendigt haben. Wurzelspitzen, sehr junge Blattanlagen und Stammenden im Knospenzustand verhalten sich gegen Stoss und Druck meist spröde, für langsame dauernde Einwirkungen dieser Art dagegen sind sie nachgiebig, plastisch; ein Zustand, der während des Wachsthums einer zunehmenden Resistenz gegen plötzliche Angriffe, anfangs durch zunehmende Dehnbarkeit, später durch steigende Elasticität, Platz macht.

An rasch wachsenden Stengeltheilen, Blättern, Wurzeltheilen wird selbst durch momentane Biegungen die Elasticitätsgrenze leicht überschritten, und sie behalten, frei gelassen, immer eine, wenn auch geringere, doch noch beträchtliche Biegung bei, ja es gelingt oft, zumal an Wurzeln und dünnen Internodien, ihnen durch einigemal wiederholte Biegung mit den Fingern eine beliebige Form zu geben, wie einem Wachsfaden oder einem geglühten Eisendraht, ohne dass etwa die Wachsthumsfähigkeit dadurch irgendwie gefährdet würde. Noch sicherer wird dieser Effekt erreicht, wenn die Biegung des wachsenden Gebildes eine, wenn auch wenig energische doch dauernde ist; so werden die Stiele vieler Blüthen durch das Gewicht der letzteren abwärts gebogen, und sie behalten diese Krümmung bei, auch wenn die Last entfernt wird, bis ein neuer Wachsthumszustand grössere Elasticität und Festigkeit den Geweben ertheilt, wo sie dann durch geotropische Einwirkung auf der Unterseite stärker wachsend sich aufrichten und die nun noch vergrösserte Last der Frucht emporheben; wie Fritillaria imperialis, Anemone pratensis u. v. a. Pflanzen mit nickenden Blüthen und aufrechten Früchten deutlich zeigen; in anderen Fällen jedoch wird die anfänglich nur äusserlich aufgenöthigte Krümmung eine bleibende und durch Wachsthumsprozesse im Gewebe selbst fixirt, wie an den Fruchtstielen von Solanum Dulcamara.

Eine der auffallendsten hierher gehörigen Erscheinungen ist die, dass ein seitwärts eintreffender Stoss unterhalb eines rasch wachsenden Internodiums, eine längere Zeit bleibende Krümmung in derjenigen Lage bewirkt, die das Internodium durch den Stoss zuerst annahm; dasselbe geschieht, wenn man den Gipfel des Sprosses mit der Hand fasst und ihm eine ähnliche Krümmung ertheilt, wie sie der Stoss hervorgebracht hatte. Es bleibt eine sehr beträchtliche Krümmung zurück, vermöge deren der Gipfel eine nickende Lage bekommt. Doch kann während des darauf folgenden Wachsthums diese Krümmung wieder ausgeglichen werden.

Eine genaue und ausführliche Bearbeitung der Elasticitätsverhältnisse wachsender Sprosse, Wurzeln, Blättern liegt bis jetzt nicht vor und ist, wie ich mich überzeugt habe, mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden. Zur Beurtheilung mancher in diesem Kapitel zu beschreibenden Vegetationserscheinungen genügen übrigens auch schon Beobachtungen, welche mit den einfachsten Methoden und Hilfsmitteln zu gewinnen sind, wie die hier mitgetheilten und von mir ausgeführten.

a) Dehnung von wachsenden Internodien. An ganz frischen unten und oben abgeschnittenen Stengelstücken wurden am oberen und unteren Ende je eines Internodiums mit chinesischem Tusch feine Striche als Marken angebracht. Ober- und unterhalb der Marken wurde der Spross mit den beiden Händen gefasst und auf einer Millimetertheilung liegend, so stark als möglich, aber ohne dass die Gefahr des Reissens eintrat, gedehnt[1]); das Uebrige zeigt die Tabelle:

Name der Pflanze.	Ursprüngliche Länge des Internodiums:	Wurde gedehnt um Proz. der Länge:	Restirt eine bleibende Verlängerung von:
1. Cimicifuga racemosa	296 mm	6,8 Proz.	3,5 Proz.
2. Sambucus nigra	26 „	18,0 „	5,4 „
das nächst ältere Internodium . .	65 „	3,1 „	1,1 „
noch älteres Internodium . . .	115 „	0,8 „	0,0 „
3. Aristolochia Sipho	102,5 „	4,4 „	1,0 „
nächst älteres Internodium . . .	242 „	2,2 „	0,4 „
4. Aristolochia Sipho	33,5 „	10,4 „	1,5 „
nächst älteres Internodium . . .	252,5 „	1,8 „	0,4 „
5. Aristolochia Sipho	71,5 „	6,3 „	3,5 „
nächst älteres Internodium . . .	226 „	2,6 „	0,8 „

So unvollkommen auch die Beobachtungsmethode war, zeigen diese Zahlen doch 1. dass die wachsenden Internodien in hohem Grade dehnbar sind, 2. dass die Dehnbarkeit mit zunehmendem Alter abnimmt, 3. dass die Elasticität mit zunehmendem Alter zunimmt, vollkommener wird.

b) Biegungselasticität wachsender Internodien. Von ganz frischen turgescenten Sprossen wurden Internodien oben und unten abgeschnitten, auf einem Karton mit konzentrischen Kreisen mittels beider Hände so gebogen, dass die Achse des Internodiums nahezu mit einem der Kreise zusammenfiel, dessen bekannter Radius als Krümmungsradius in der Tabelle verzeichnet ist. Dann wurde das Internodium sich selbst überlassen und seine restirende Krümmung ebenso bestimmt; die Biegung wurde dann nach der entgegengesetzten Seite ausgeführt u. s. w., wie die Tabelle zeigt. Endlich wurde das Internodium mit der konkaven Seite auf den Massstab gelegt und diesem gerade angedrückt:

[1]) Diese etwas primitive Methode der Dehnung, die natürlich ein genaues Maass der Dehnbarkeit verschiedener Internodien nicht liefert, wurde deshalb angewendet, weil die Dehnung durch Gewichte Befestigungen der Sprosse nöthig macht, die mit grossen Uebelständen verbunden sind.

Name der Pflanze.	Länge des Internodiums.	Gekrümmt auf den Radius.	Geht zurück auf den Krümmungsradius.	Dicke des Internodiums in seiner Mitte.
Valeriana off. Stiele junger Inflorescenzen.				
Gerade	200 mm	— cm	— cm	6 mm
1. Gebogen	— „	4 „	13 „	— „
2. Entgegengesetzte Biegung	— „	4 „	21 „	— „
3. Wie bei 1. gebogen	— „	4 „	23 „	— „
4. Wie bei 2. gebogen	— „	4 „	24 „	— „
Gerade gelegt	201,5 „	— „	— „	— „
Cimicifuga racemosa.				
Gerade	165 „	— „	— „	5 „
1. Gebogen	— „	5 „	19 „	— „
2. Umgekehrt gebogen	— „	5 „	22 „	— „
Gerade gelegt	165,5 „	— „	— „	— „
Heracleum sibiricum. Doldenstiel.				
Gerade	165,5 „	— „	— „	5 „
1. Gebogen	— „	5 „	18 „	— „
2. Entgegengesetzt gebogen	— „	5 „	23 „	— „
3. Wie 1. gebogen	— „	5 „	25 „	— „
4. Wie 2. gebogen	— „	5 „	22 „	— „
Gerade gelegt	167,0 „	— „	— „	— „
Vitis vinifera. Junges Internod.				
Gerade	47,5 „	— „	— „	5,8 „
1. Gebogen	— „	2 „	4 „	— „
2. Entgegengesetzt gebogen	— „	2 „	6 „	— „
3. Wie 1. gebogen	— „	2 „	6 „	— „
4. Wie 2. gebogen	— „	2 „	9 „	— „
Gerade gelegt	47,5 „	— „	— „	— „
Aelteres Internodium.				
Gerade	133,8 „	— „	— „	7 „
1. Gebogen	— „	4 „	8 „	— „
2. Entgegengesetzt gebogen	— „	4 „	17 „	— „
3. Wie 1. gebogen	— „	4 „	11 „	— „
4. Wie 2. gebogen	— „	4 „	25 „	— „
Gerade gelegt	133,0 „	— „	— „	— „

Diese einer längeren Beobachtungsreihe entnommenen Beispiele zeigen: 1. dass wachsende Internodien sehr biegsam sind, 2. dass die ihnen aufge-

nöthigte Biegung nicht ausgeglichen wird oder dass die Biegungselasticität sehr unvollkommen ist, 3. dass wiederholt entgegengesetzte und gleiche Biegungen immer geringere[1]) Krümmungen übrig lassen, 4. dass eine kräftige Biegung und noch mehr wiederholte und entgegengesetze Biegung das Internodium erschlaffen lassen, es verliert dabei an Steifheit, worüber in der Tabelle keine besonderen Angaben gemacht sind. 5. Die drei ersten Beispiele zeigen das hin- und hergebogene Internodium ein wenig verlängert, die beiden letzten dagegen lassen keine Verlängerung, das letzte sogar eine deutliche Verkürzung in Folge des Hin- und Herbiegens erkennen.

c) Längenänderung der konkaven und konvexen Seite des gebogenen Internodiums. Auch hier wurde wie unter b) die Biegung mit den Händen bewirkt und auf einem Karton mit konzentrischen Kreisen der Krümmungsradius gemessen. Die ursprüngliche Länge sowohl wie die Länge der konkav und konvex gebliebenen Seite (nach dem Freilassen des Objekts) wurde mittels eines sorgfältig angelegten Kartonstreifens gemessen, der eine Millimetertheilung enthält. Um grosse Differenzen der konkaven und konvexen Seite zu bekommen, wurden sehr dicke Internodien ausgesucht, die Dicke in der Mitte gemessen.

Name der Pflanze.	I. Länge des Internodiums.	II. Gebogen auf den Radius.	III. Geht zurück auf den Radius.	IV. Verkürzung der konkaven Seite von III.	V. Verlängerung der konvexen Seite von III.
Sylphium perfoliatum. 13,2 mm dick.					
Gerade	185 mm	— cm	— cm	— mm	— mm.
Gebogen	— „	14 „	26 „	1 „	2 „
Entgegengesetzt gebogen	— „	14 „	30 „	1 „	1,5 „
Gerade gelegt	185 „	— „	— „	— „	— „
Ligularia macrophylla. 7,5 mm dick.					
Gerade	199 „	— „	— „	— „	— „
Gebogen	— „	6 „	17 „	3,5 „	4 „
Nochmals ebenso	— „	5 „	13 „	3,5 „	4,5 „
Entgegengesetzt gebogen	— „	6 „	30 „	0,5 „	1,5 „

Diese Beobachtungen zeigen, wie zu erwarten war, dass die bleibende Biegung eines Internodiums mit einer bleibenden Verkürzung der konkaven und einer bleibenden Verlängerung der konvexen Seite verbunden ist.

d) Der Ort der stärksten Biegsamkeit und zugleich der geringsten Elasticität wachsender Sprosse scheint mit derjenigen Stelle zusammen-

[1]) Die Krümmung ist um so geringer, je grösser der Krümmungsradius.

zufallen, wo das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit herrscht oder bereits vorüber ist, an genaueren Bestimmungen darüber fehlt es jedoch. Schneidet man verschiedene rasch wachsende Sprosse unten an einer Stelle ab, wo kein Längenwachsthum mehr stattfindet, nimmt man diese Stelle in die eine, die Endknospe (nach Entfernung etwaiger älterer Blätter) in die andere Hand, und biegt man den Spross durch einen Zug an der Knospe ziemlich stark, so überzeugt man sich mit Hilfe eines Kartons, auf dem ein System konzentrischer Kreise verzeichnet ist, dass die stärkste Krümmung (mit dem kleinsten Krümmungsradius) an einer Stelle eintritt, die von der Knospe weit entfernt ist, oft 10—20 cm weit, einer Stelle, an welcher man (so lange direkte Beobachtungen nicht vorliegen) aus anderen Indicien das stärkste Längenwachsthum oder bereits die Abnahme desselben vermuthen darf. Sowohl oberhalb wie unterhalb, also an jüngeren wie älteren Theilen des Sprosses (oder auch des einzelnen Internodiums) ist die Krümmung geringer, der Krümmungsradius grösser, und die Stellen geringster Krümmung gehen unmerklich in die der stärksten über. Es folgt daraus ohne Weiteres, dass ein längeres Stück der Krümmung in diesen Fällen nicht als Kreisbogen betrachtet und nicht als ein solcher zu Längenberechnungen benutzt werden darf; die oben unter b) und c) genannten Krümmungsradien repräsentiren daher auch nur Annäherungswerthe, die nur ungefähr eine Vorstellung von den dort beobachteten Krümmungen geben sollen.

Bei Hauptwurzeln von Keimpflanzen von Vicia Faba, Pisum, Zea u. a., die bereits 5—15 cm lang waren, überzeugte ich mich durch ein ähnliches Verfahren, dass die biegsamste und am wenigsten elastische Stelle weit hinter derjenigen Stelle liegt, wo das Längenwachsthum bereits völlig aufgehört hat[1]).

e) Verhalten wachsender Sprosse gegen plötzliche Krümmung durch Stösse, Schläge und Erschütterung. Werden aufrechte, im Wachsen begriffene Sprosse[2]) an einem unteren Theil, dessen Längenwachsthum beendigt ist, plötzlich heftig angestossen, so schreitet die dadurch hervorgebrachte Krümmung des gestossenen Theils in Form einer Welle empor, so dass unmittelbar nach dem Stoss oder Schlag, der den unteren Theil getroffen hat, der freistehende Gipfel eine starke Krümmung

[1]) Worüber die Abhandl. „über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln" zu vergleichen ist.

[2]) Die hier beschriebene Erscheinung wurde von Hofmeister entdeckt und für eine Reizerscheinung gehalten (Jahrb. f. wiss. Bot. II. 1860); einige Berichtigungen seiner Darstellung lieferte Prillieux (Ann. des sc. nat. T. IX. 2me cahier). Das oben im Text Gesagte, in wesentlichen Punkten die Angabe meiner Vorgänger widerlegend, basirt ganz auf meinen Beobachtungen (die ich hier nur deshalb anführe, weil damals Hofmeister's Ansicht, als ob es sich um eine Reizerscheinung handle. Anklang gefunden hatte. Zusatz 1892).

ausführt, deren Konkavität auf der Seite liegt, von welcher der Stoss oder Schlag unten eintraf; vermöge der Elasticität des gekrümmten Theils schnellt der Gipfel sodann zurück; aber da, wie wir gesehen haben, die Elasticität sehr unvollkommen ist, so ist die Rückwärtskrümmung geringer als die erste unmittelbar nach dem Schlag eingetretene Vorwärtskrümmung; sobald nun der Spross nach einigen Schwankungen zur Ruhe gekommen ist, bemerkt man, dass unterhalb des Gipfels, da wo der Spross auch für eine gewöhnliche passiv erlittene Krümmung am biegsamsten ist, eine bleibende Krümmung sich eingestellt hat, der Gipfel nickt und zwar immer nach der Seite hin, von welcher aus der Schlag am unteren Theile erfolgt ist. In vielen Fällen genügt ein einziger Schlag mit einem Stock um diese Erscheinung hervorzurufen, so z. B. bei Fagopyrum, Lythrum, Senecioarten, Blüthenstengeln von Digitalis, Cimicifuga, Aconitum u. v. a., bei steiferen und an der betreffenden Stelle weniger biegsamen und elastischeren Stengeln tritt das Nicken des Gipfels erst nach 3—4, oft erst nach 20—50 Schlägen ein, welche einen tieferen verholzten Theil treffen; auch der Grad der Krümmung ist nach den genannten Eigenschaften verschieden. — Schneidet man Sprosse tief unten so ab, dass man ein verholztes, nicht mehr wachsendes Basalstück in die Hand nehmen kann, und versetzt man durch ein geeignete Handbewegung den Spross in rasche hin- und hergehende Schwingungen, so behält er, zur Ruhe gekommen, auch in diesem Falle eine nickende Stellung, eine Krümmung unterhalb des Gipfels an der biegsamsten Stelle; die Krümmungsebene fällt mit der Ebene, in welcher die Schwingungen erfolgten, zusammen; in diesem Falle aber kann der Gipfel auf die eine oder andere Seite überneigen, es sei denn, dass man die Schwingungen willkürlich so einrichtet, dass sie nach der einen Seite hin stärkere Krümmungen der biegsamsten Stelle bewirken; nach dieser Seite hin liegt dann die Konkavität der übrig bleibenden Krümmung. Wird endlich der angewurzelte oder unten festgehaltene Spross oben an seinem Gipfel, also oberhalb der biegsamsten Stelle durch Schläge oder Stösse wiederholt nach einer Seite hingebogen, so bleibt auch dann nach häufiger Wiederholung eine Krümmung der biegsamsten Stelle übrig, deren Konvexität in diesem Falle auf der Seite liegt, von welcher die Stösse kommen.

In allen genannten Fällen ist die Lage der bleibenden Krümmung dieselbe wie die der stärksten Krümmung, welche der betreffende Sprosstheil während der beschriebenen Manipulation momentan einmal oder wiederholt einnahm. Die Erscheinung ist ganz dieselbe, als ob man den Spross mit den Händen gefasst und dann einmal stark zusammengekrümmt hätte, oder als ob man ihn auf diese Art wiederholt hin- und hergebogen hätte, aber so, dass die entgegengesetzten Krümmungen einander nicht ausgleichen (verschiedene Werthe haben). Blosse Erschütterungen, welche keine heftigen Krümmungen der Sprosstheile bewirken, verursachen auch keine bleibende

Krümmung; werden derartige Sprosse in Glasröhren eingeschlossen und wiederholt heftig erschüttert, indem man die Röhre unten aufstösst oder von der Seite her in Vibrationen versetzt, so zeigt der herausgenommene Spross alsdann keine Veränderung.

Wird an dem graden Spross das voraussichtlich krümmungsfähige Stück durch feine Tuschestriche markirt, dann unterhalb dieser Stelle durch Schläge in Schwingungen versetzt, so zeigt sich, dass, ganz entsprechend den unter b) und c) genannten Vorgängen, die konvexe Seite der bleibenden Krümmung länger geworden ist, während die konkave sich verkürzt hat[1]). Zu den hier folgenden Messungen wurden möglichst dicke Sprosse benutzt, da diese bei einer auch schwachen Krümmung noch grosse Längendifferenzen der konvexen und konkaven Seite ergeben; gemessen wurde mit einer Millimetertheilung auf Kartonstreifen, den ich der konkaven und konvexen Seite dicht anlegte.

Name des Sprosses.	Ursprüngliche markirte Länge.	Krümmungsradius annähernd.	Verlängerung der konvexen Seite	Verkürzung der konkaven Seite
Sylphium perfoliat. .	152 mm	18 cm	5,4 Proz.	0,0 Proz.
do. do. .	120 „	— „	1,7 „	0,6 „
Macleya cordata . .	87,5 „	7 „	2,3 „	1,7 „
do. do. . .	104 „	24 „	0,5 „	1,5 „
Polygonum Fagopyrum	63 „	8 „	2,1 „	1,6 „
Helianthus tuberosus .	98 „	— „	2,0 „	1,4 „
Valeriana exaltata . .	150 „	32 „	0,8 „	0,7 „
do. do. . .	110 „	— „	0,7 „	2,1 „
Vitis vinifera . . .	149 „	6—10 „	1,3 „	2,0 „

Mit der Feststellung der Thatsache, dass die nach heftigen Schwingungen des Sprosses zurückbleibende Krümmung, die bisher sogenannte Erschütterungskrümmung, auf Verlängerung der konvexen und gleichzeitigen Verkürzung der konkaven Seite beruht, ist der Nachweis geliefert, dass die ganze Erscheinung von der sehr unvollkommenen Elasticität und grossen Biegsamkeit der krümmungsfähigen Stelle herrührt[2]). Ein auf diese Art gekrümmter Spross zeigt dieselben Veränderungen wie einer, den man einfach

[1]) Nach Hofmeister sollen sich alle Seiten des Sprosses verlängern; er berechnete die Länge des Bogens, den er für einen Kreisbogen nahm, und Prillieux mass nur die konkave Seite, die er immer verkürzt fand; aus der Verkürzung der konkaven Seite durfte übrigens die Verkürzung des ganzen Sprosses, d. h. seiner neutralen Achse nicht gefolgert werden. Die Sicherstellung der von Hofmeister behaupteten Verdickung, die bei der nach ihm stattfindenden Verlängerung aller Seiten eintreten soll, halte ich auf diesem Wege für unmöglich wegen der äusserst geringen Dickenänderungen, um die es sich hier handeln müsste.

[2]) Vergl. die davon verschiedene Darstellung Hofmeister's „über die Beugung saftreicher Pflanzentheile". Ber. d. K. Sächs. Ges. der Wiss. 1859.

zwischen den Händen gekrümmt hat. An diesem Resultat würde übrigens auch nichts geändert, wenn man in Uebereinstimmung mit dem unter b) Mitgetheilten fände, dass auch die konkave Seite zuweilen eine geringe Verlängerung erlitten hätte, da auch diese bei den Rückschlägen der Schwingungen Dehnungen erleidet, die sich ja nicht immer ganz auszugleichen brauchen. Schon Prillieux verglich übrigens die hier besprochene Krümmung mit der eines auf einem elastischen Ständer befestigten Bleidrahtes, der durch Stösse oder Schläge auf ersterem sich ebenso krümmt; doch blieb ihm unklar, warum die älteren und jüngeren Theile des Sprosses die Erscheinung nicht zeigen. Es beruht dies bei jenen auf ihrer vollkommneren Elasticität, bei diesen auf ihrer geringeren Biegsamkeit und auf dem Umstand, dass sie bei der beschriebenen Manipulation überhaupt keine kräftigen Biegungen erfahren, sondern nur durch die Schwingungen der tiefer liegenden biegsameren Theile hin- und hergeschleudert werden.

Dass die Krümmung später durch Wachsthum wieder ausgeglichen wird, dürfte zunächst darauf beruhen, dass auf der konkaven Seite[1]) der Turgor erhöht, auf der konvexen vermindert ist, dass demzufolge auf jener Seite das Wachsthum mehr beschleunigt wird als auf der konvexen; unterstützt mag dies noch werden durch die elastische Nachwirkung, in Folge deren sich die gedehnte Epidermis der konvexen Seite kontrahirt, die zusammengedrückten Gewebe der konkaven sich wieder auszudehnen suchen.

2. Der Turgor (Turgescenz) (a. a. O. 1873 p. 695 ff.).

Die Kraft, mit welcher das Wasser aus der Umgebung in die Zelle durch endosmotische Anziehung eingezogen wird, genügt nicht nur, den von der Zellhaut umschlossenen Raum einfach auszufüllen, sondern auch, ihn zu erweitern, indem das sich steigernde Saftvolumen die Haut ausdehnt, bis die Elasticität derselben der endosmotischen Saugung das Gleichgewicht hält. In diesem Zustand ist die Haut straff gespannt, die Zelle turgescent. Verliert die Letztere einen Theil ihres Wassers durch Verdunstung oder dadurch, dass benachbarte Zellen es ihr entziehen, so wird die Spannung der Haut geringer, der Umfang (das Volumen) der ganzen Zelle kleiner. Der hydrostatische Druck, den die endosmotische Einsaugung auf die Haut von innen her übt, hat an allen Punkten innerhalb des kleinen Zellraumes dieselbe Grösse; das schliesst jedoch nicht aus, dass verschiedene Stellen der Haut bei wachsendem Turgor sich verschieden stark dehnen und zusammenziehen, wenn sie nämlich verschiedene Dehnbarkeit besitzen. Demnach kann durch den Turgor nicht bloss das Volumen, sondern auch die Form der Zelle verändert werden. — Je grösser die Spannung zwischen Haut und Inhalt einer Zelle, d. h. je grösser ihr Turgor ist, desto grösseren Widerstand setzt die Zelle äusseren Kräften entgegen, die ihre Form durch Druck und Zug zu verändern streben,

[1]) Vergl. Lehrbuch, 3. Aufl., p. 687.

desto leichter aber kann sie dabei zerplatzen. Verliert die Zelle so viel Wasser, dass dieses den Raum, den die nicht gespannte Haut umschliesst, nicht mehr ausfüllt, so kann diese, wenn sie hinreichend dünn und biegsam ist, durch den äusseren Druck der Luft oder des umgebenden Wassers nach innen gestülpt werden, und Falten werfen, in diesem Falle heisst die Zelle collabescent; ist ihre Wand dick und fest, so wird eine dem Turgor entgegengesetzte Spannung in der Zelle entstehen. — Da der Turgor nichts Anderes ist, als die gegenseitige Spannung von Zellhaut und Zellinhalt, oder das Gleichgewicht zwischen endosmotischer Saugung und Elasticität der Haut, so leuchtet ohne Weiteres ein, dass nur geschlossene Zellen, d. h. solche, welche keine Löcher haben, turgesciren können. Die Molekularporen, durch welche das von der Endosmose bewegte Wasser durch die Haut eindringt, sind von Löchern wesentlich verschieden, jene sind so eng, dass ihr Durchmesser ganz unter der Herrschaft der Molekularkräfte steht, während der verhältnissmässig grosse Raum auch des kleinsten Loches wenigstens in seinem mittleren Theil sich den Molekularwirkungen der das Loch begrenzenden Substanz entzieht. Oeffnungen von mikroskopisch sichtbarer Grösse, wie die Poren gehöfter Tüpfel, sind derartige Löcher, die im Verhältniss zu den Molekularporen, welche die Diosmose vermitteln, als überaus gross zu betrachten sind. Zellen mit durchlöcherten Tüpfeln können daher nicht turgesciren, weil jede noch so kleine Spannung zwischen Inhalt und Haut dadurch sofort ausgeglichen wird, dass der überschüssige Saft durch die Löcher hinausgedrückt wird. Ein solches Hinausdrücken von Wasser ist zwar auch durch geschlossene Zellhäute möglich, aber nur bei sehr hohem Turgor, wo der hydrostatische Druck des Zellsaftes auf die stark gespannte Haut hinreicht, das Wasser durch die Molekularporen derselben hinauszupressen. Der Widerstand, den die Haut dieser Filtration entgegenstellt, mag Filtrationswiderstand heissen; er ist jedenfalls bei verschiedenartigen Zellen sehr verschieden gross, und von ihm hängt die Grösse des Turgors ab, wenn die Grösse der endosmotischen Kraft des Saftes und der Elasticität der Haut gegeben ist.

Was hier von der Turgescenz der einzelnen Zelle gesagt wurde, gilt nun auch im Allgemeinen von der vielzelliger Gewebemassen (des Parenchym's); nur kann hier, je nach Umständen eine grössere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auftreten. Sind z. B. gleichartige Gewebeschichten mit einander verbunden, so kann eine Krümmung des Systems eintreten, wenn die eine Schicht durch Verdunstung Wasser verliert, und sich dabei verkürzt, oder wenn sie mehr als die andere an Wasser aufnimmt und sich dabei verlängert; leicht zu beobachten ist, dass z. B. bei Hauptwurzeln von Keimpflanzen, die durch Transpiration theilweise erschlafft und dabei merklich verkürzt sind, sich rasch aufwärts konkav krümmen, wenn man sie horizontal mit der Unterseite auf Wasser legt; ganz in Wasser gelegt werden sie gerade

und länger. Ebenso treten Krümmungen ein, wenn Gewebestreifen verschiedener Natur mit einander verbunden und schwankender Turgescenz unterworfen sind; längsgespaltene Stengel z. B. von Taraxacum officinale, in Wasser gelegt, rollen sich spiralig ein, die Rindenseite konkav, weil das Markparenchym viel mehr Wasser aufnimmt und sich dementsprechend, vermöge der Dehnbarkeit seiner Zellwände, stärker ausdehnt als die Epidermis und Rinde, die nur langsam Wasser aufsaugen und ausserdem nicht so dehnbare Zellhäute besitzen, um ebenso beträchtlich wie das Mark sich zu verlängern. Wie die einzelne Zelle mit steigendem Turgor an Resistenz gegen formändernde Einwirkungen gewinnt, so wird auch eine Gewebemasse steifer, wenn sämmtliche Zellen stärker turgesciren, und umgekehrt; schneidet man z. B. einen Markcylinder aus einem wachsenden Internodium heraus, so ist er schlaff, biegsam; legt man ihn aber nur $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in Wasser, so verlängert er sich nicht nur beträchtlich, sondern er wird dabei auch sehr steif, selbst brüchig, in Folge der starken Anfüllung sämmtlicher Zellen mit Wasser. Noch stärker macht sich der Effekt derselben dann geltend, wenn das Mark von anderen weniger erektilen Geweben umgeben ist, wie in einem unverletzten Internodium; ist dieses durch Transpirationen welk, d. h. schlaff geworden, und legt man es in Wasser, so beginnt das Mark sehr bald stark zu turgesciren und sich auszudehnen; da es aber von anderen Geweben umgeben ist, die sich anders verhalten, so muss es, um sich verlängern zu können, diese dehnen; was aber nur so lange möglich ist, bis die Elasticität dieser Schichten seinem Dehnungsstreben das Gleichgewicht hält. In diesem Falle ist die durch die Turgescenz des Markes bewirkte Ausdehnung des Ganzen viel geringer, als die Ausdehnung des Markes allein sein würde; dafür aber ist jetzt eine starke Spannung zwischen Mark und peripherischen Geweben vorhanden, durch welche das ganze Internodium nun sehr steif, wenig biegsam erscheint. Das ganze Internodium lässt sich mit einer Zelle vergleichen, deren saftiger Inhalt durch das Mark, deren Haut durch die peripherischen Gewebe repräsentirt ist; verliert das Mark Wasser, so wird das Ganze kleiner, indem sich die passiv gedehnten Gewebe elastisch zusammenziehen; da hierbei die Spannung sinkt, so wird das Ganze auch schlaffer und umgekehrt bei der entgegengesetzten Veränderung.

Bei der Bedeutung, welche die von mir in den 60er Jahren begründete Turgortheorie des Wachsthums gewonnen hat, halte ich es für zweckmässig, im Anschluss an das Vorhergehende, auch noch die in der ersten Auflage meiner „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ vom Jahre 1882 (p. 253 ff.) gegebene Darstellung hier aufzunehmen, da in ihr einige wesentliche Punkte klarer ausgesprochen sind. — Es heisst a. a. O. wie folgt (auszugsweise):

Vielseitig und allgemein ist die Benutzung der Gewalt, womit das Wasser auf endosmotischem Wege in die Zellen eindringt. Die dadurch zunächst hervorgerufene Erscheinung ist der Turgor der Zellen, der jedoch ausschliesslich nur in lebenden, noch mit Protoplasma versehenen Zellen auftreten kann. Eine derartige Zelle haben wir uns vorzustellen als eine doppelwandige, allseitig geschlossene Blase: die äussere Wandschicht besteht aus Zellstoff, die innere, ihr ganz dicht anliegende zweite Wandschicht besteht aus Protoplasma und der innere Hohlraum ist mit Salzlösungen (dem Zellsaft) gefüllt. Denken wir uns den einfachsten Fall, dass eine derartige Zelle im Wasser liegt: durch die im Zellsaft enthaltenen Salzmoleküle wird das in den Wandschichten enthaltene Imbibitionswasser angezogen und von aussen her dringt ein gleiches Quantum in die beiden Wandschichten ein. Setzt sich dieser Vorgang längere Zeit fort, so dringt also nach und nach ein grösseres Quantum von Wasser in den Binnenraum der Zelle ein, was nur dadurch möglich ist, dass die doppelte Wandung in gleichem Maasse ausgedehnt wird. Hört diese Ausdehnung endlich auf, leistet die Wandung dagegen Widerstand, so kann auch eine weitere Zufuhr von Wasser nach innen hin nicht mehr stattfinden. Die Zelle befindet sich jetzt in dem Zustand des Turgors, d. h. die Wandschicht ist durch das mit Gewalt eingedrungene Wasser gespannt und indem sie sich elastisch zusammenzuziehen sucht, übt sie auf die innere Flüssigkeit einen Druck. Man beachte hierbei wohl den Hauptpunkt: die Kraft, womit die Wandung hinausgedrängt wird, entspringt aus der Anziehungskraft der im Zellsaft gelösten Salze gegen das die Zelle umgebende Wasser und der Gegendruck, welcher das weitere Eindringen von Wasser verhindert, wird durch die Kohäsion und Elasticität der Zellwand geliefert.

Dabei macht sich nun aber noch eine ganz besonders zu beachtende Thatsache geltend. Die Zellstoffwand ist, wie aus zahlreichen Beobachtungen erkannt wird, zwar ein wenig dehnbar und sehr elastisch, also insofern geeignet, dem von innen her wirkenden endosmotischen Druck zu widerstehen, allein diese Eigenschaft der Zellstoffwand für sich allein würde keinen Turgor der Zelle aufkommen lassen, weil die Zellstoffwand in sehr hohem Grade filtrationsfähig ist, d. h. die von innen her drückende Zellflüssigkeit würde durch die Zellstoffwand selbst bei ganz schwachem Druck wieder hinausgepresst werden und folglich könnte ein merklicher Turgor auf diese Weise nicht entstehen. Thatsächlich zeigt sich auch, dass alle bloss mit Zellstoffwand umkleideten Zellen z. B. die Holzzellen nicht im Stande sind zu turgesciren. Nur solche Zellen, wo auf der Innenseite der Zellstoffwand ein Protoplasmaschlauch ringsum angelagert ist, sind im Stande zu turgesciren. Die Protoplasmahaut nämlich erlaubt dem endosmotisch angezogenen Wasser zwar den Eintritt in den Saftraum, sie ist aber in hohem Grade resistent gegen den Filtrationsdruck, der bei Vermehrung des Saftvolumens entsteht. Gegenüber diesem Druck ist die Protoplasmahaut der Zellen undurchlässig, sie ergänzt also die nöthigen Eigenschaften der Zellwand in der Weise, dass das endosmotisch eingedrungene Wasser nicht wieder hinausgedrückt werden kann. Oder mit anderen Worten: sowohl die Zellstoffwand wie die Protoplasmahaut gestatten dem endosmotisch angezogenen Wasser den Eintritt in den Saftraum der Zelle, der sich in Folge dessen zu erweitern sucht; die Protoplasmahaut verhindert, dass in Folge dieses Druckes das Wasser wieder hinausfiltrirt, die äussere Zellstoffhaut dagegen bildet eine feste, elastische Widerlage, an welche die Protoplasmahaut durch den endosmotischen Druck angepresst wird, und von der Dehnbarkeit und Elasticität der Zellstoffhaut hängt es ab, um wieviel das Volumen des Zellsaftes sich vermehren kann; die Protoplasmahaut selbst nämlich ist in sehr hohem Grade dehnbar und wenig elastisch, wäre also der Saftraum bloss von ihr umgrenzt, so würde die Blase in Folge der endosmotischen Volumenzunahme des Saftes sich

widerstandslos ausdehnen. Die Eigenschaften der Protoplasmahaut und der Zellstoffhaut ergänzen also einander, um dem endosmotischen Druck des Zellsaftes Widerstand zu leisten. Dass dies wirklich der Fall ist, erkennt man an dem Verhalten einer turgescirenden Zelle, wenn ihr durch Verdunstung oder durch Exosmose ein Theil ihres Zellsaftwassers entzogen wird. Bringt man z. B. turgescirende Zellen in eine hochkonzentrirte, aber sonst unschädliche Salzlösung z. B. in die des Kalisalpeters, so wird der Zelle durch die Anziehung des letzteren ein beträchtliches Quantum ihres Saftwassers entzogen; in Folge dessen zieht sich die Protoplasmahaut sehr stark zusammen, entsprechend der Volumenabnahme des Zellsaftes. Die Zellstoffhaut dagegen zieht sich nur wenig zusammen, weil sie nur wenig ausgedehnt war. Beide Häute trennen sich von einander, die Protoplasmahaut liegt als geschlossene Blase frei in dem Raum der wenig kontrahirten Zellstoffhaut. (Diesen Vorgang nannte de Vries „Plasmolyse".) Legt man eine solche Zelle wieder in reines Wasser, so dringt dieses angezogen durch die Salze des Zellsaftes durch beide Häute ein, die Protoplasmablase dehnt sich aus, legt sich zunächst fest an die Zellstoffwand und indem die Endosmose weiterschreitet, wird auch die letztere wieder einigermassen ausgedehnt, bis ihre Elasticität der weiteren Dehnung Widerstand leistet und die Zelle nunmehr wieder turgescirt. Die Zellstoffwand lässt sich in diesem Sinne vergleichen mit einem zwar sehr festen, aber grobmaschigen Drahtnetz, die Protoplasmahaut dagegen mit einem sehr dehnbaren, aber äusserst feinen und deshalb kaum filtrationsfähigen Netz.

Die Fähigkeit zu turgesciren ist eine der wichtigsten Eigenschaften der Pflanzenzellen, denn eine lange Reihe von Lebenserscheinungen beruht ganz oder zum Theil darauf: zunächst ist die Thatsache zu konstatiren, dass Wachsthum, Umfangszunahme lebender Pflanzenzellen überhaupt nur dann stattfindet, wenn sie turgesciren. Das Gegentheil des turgescirenden Zustandes eines Pflanzenorganes ist das Welken. Es ist Jedermann bekannt, dass abgeschnittene Blätter oder Zweige, wenn man sie nicht mit der Schnittfläche ins Wasser stellt, schlaff werden: die Sprossachsen, vorher starr und steif, werden in hohem Grade biegsam, vermögen die Last der ebenfalls erschlaffenden Blätter nicht mehr zu tragen, die Theile sinken herab, sie sind welk. Hat man das Ganze vorher in frischem Zustand gewogen, so lässt sich leicht konstatiren, dass der Spross in welkem Zustande leichter geworden ist, er hat durch Verdunstung Wasser abgegeben und nur dieser Wasserverlust, durch welchen die Turgescenz der Zellen vermindert worden ist, verursacht das Welken, denn lässt man den Spross Wasser aufnehmen (was freilich nicht immer in genügendem Grade gelingt), so verschwindet der welke Zustand, die jungen Sprossachsen und Blätter werden wieder straff und steif, weil die Zellen wieder turgesciren. Wir kommen mit der Betrachtung dieser Erscheinung auf die wichtige Frage, wovon die Steifheit und Biegungsfestigkeit saftiger Pflanzentheile abhängt, die hier noch einer näheren Betrachtung bedarf.

Schneidet man einen grossen Blattstiel z. B. einer Rhabarberpflanze, eines Heracleum u. dgl. oder auch ein im Längenwachsthum begriffenes Stück vom Blüthenstamm dieser Pflanzen ab, so hat man ein vortreffliches Objekt, um sich die hier aufgeworfene Frage klar zu machen. Nehmen wir an, wir hätten das Objekt oben und unten quer abgeschnitten und seine Länge betrüge 50 cm. Schält man nun einen Streifen des Hautgewebes sammt den dasselbe verstärkenden Collenchymsträngen von demselben vollständig ab und versucht man es, denselben wieder an seine Stelle sorgfältig aufzulegen, so bemerkt man, dass der Hautstreifen nunmehr zu kurz ist: er hat sich während des Abschälens elastisch zusammengezogen, ist also im natürlichen Zustande des Objektes passiv gedehnt gewesen. Schält man nunmehr die gesammte Haut ringsum ab und misst die Länge des sehr saftigen Gewebecylinders,

der vorwiegend aus Parenchym und aus sehr dehnbaren, hier kaum in Betracht kommenden Gefässbündeln besteht, so findet man, dass er während dieser Manipulation sehr beträchtlich an Länge zugenommen hat. Nicht selten dehnt sich ein solcher Cylinder von 50 cm auf 53 oder 55, selbst mehr cm aus. Im natürlichen Zustand, wo die Haut den saftigen Gewebecylinder umgab, war also der letztere passiv zusammengedrückt und hatte das Bestreben, sich auszudehnen; daran wurde er jedoch durch die Elasticität der Haut und des Collenchyms verhindert. Es bestand also in dem natürlichen Zustand des Stückes eine gegenseitige Spannung zwischen dem Hautgewebe und dem saftigen Grundgewebe: das letztere verhielt sich gewissermassen wie der Inhalt einer turgescirenden Zelle, welcher die Haut ausdehnt. Nur darf man freilich nicht etwa glauben, dass es sich bei der passiven Zusammendrückung des Gewebes um eine Kompression des in ihm enthaltenen Wassers gehandelt habe, denn dieses ist für Kräfte, wie sie hier in Betracht kommen, einfach als nicht kompressibel zu betrachten. Vielmehr handelt es sich, wie wir später sehen werden, bei der Verlängerung des abgeschälten Gewebecylinders um eine plötzliche Formenveränderung seiner Zellen: diese werden länger und enger. Trotzdem ist der Vergleich in anderer Beziehung zutreffend, denn es lässt sich zeigen, dass in dem natürlichen Objekte auch eine Querspannung derart besteht, dass das innere Gewebe auch in der Querrichtung einen Druck auf das umschliessende Hautgewebe ausübt. Uebrigens findet man diesen Zustand der sogenannten Gewebespannung nur dann, wenn die genannten Objekte sehr wasserreich sind; hätte man sie vorher durch Wasserverlust abwelken lassen, so würde die Trennung der Gewebemassen nur unbeträchtliche oder gar keine Längendifferenzen zwischen Haut und innerem Gewebekörper ergeben.

Nun müssen wir aber noch einen anderen Punkt unseres einfachen Experimentes ins Auge fassen: der Blattstiel oder Stammtheil war in frischem Zustande oder gar, wenn man ihn vorher einige Stunden in Wasser untergetaucht hatte, starr und steif: er besass eine sehr beträchtliche Biegungsfestigkeit; die abgezogenen Hautstreifen jedoch sind schlaff wie nasses Papier; der entblösste innere saftige Gewebekörper ist jetzt ebenfalls in hohem Grade biegsam, es ist ganz unmöglich, ihn z. B. horizontal schwebend zu halten, weil er sich dabei schlaff abwärts biegt. Wir haben also hier den Fall, dass ein biegungsfester, steifer Körper aus zwei in hohem Grade biegsamen und durchaus nicht steifen Theilen besteht: nur in ihrer natürlichen Vereinigung bildet die Hautschicht mit dem inneren Gewebe zusammen einen biegungsfesten Körper und zwar ist es die gegenseitige Spannung, der Umstand, dass das innere Gewebe für die dehnbare Haut eigentlich zu gross ist oder umgekehrt die Haut für jenes zu klein, wodurch die Festigkeit des Ganzen zu Stande kommt. So ist es aber auch bei einer turgescirenden Zelle: die Haut derselben für sich genommen ist schlaff und bei dem flüssigen Inhalt kann von Festigkeit überhaupt keine Rede sein und dennoch ist eine turgescirende Zelle elastisch wie eine Billardkugel. Dasselbe haben wir ja auch bei einem dünnwandigen Kautschukballon, der im leeren Zustand einen schlaffen, faltigen Beutel bildet, den man aber durch starkes Einblasen von Luft zu einer festen, elastischen Kugel machen kann, deren Festigkeit auch wieder nur auf dem gegenseitigen Druck zwischen Inhalt und Haut beruht. Denkt man sich einige Hunderttausende kleiner Kautschukballons ebenso mit Luft aufgeblasen, aber alle zusammen in einem dehnbaren Kautschukschlauch enthalten, so wird auch dieser sammt seinem Inhalt einen festen Stab wie einen Pflanzenstengel darstellen, und denken wir uns die kleinen Kautschukballons nicht durch Luft aufgeblasen, sondern prall mit Wasser gefüllt, so giebt es denselben Effekt und ungefähr in dieser Weise haben wir uns die Steifheit eines Blattstieles oder Stengels durch die Turgescenz der Zellen

bewirkt zu denken: es leuchtet sofort ein, dass, wenn in dem gedachten System die kleinen Ballons durch Wasserentziehung einen Theil ihrer Turgescenz verlieren und dabei jeder etwas kleiner wird, dass dann die Spannung dieses zelligen Inhaltes gegen den umschliessenden Kautschukschlauch sich ebenfalls verringern, derselbe sich verkürzen würde und dabei das steife System erschlaffen müsste. So ungefähr müssen wir uns das Welken eines abgeschnittenen Sprosses vorstellen, wenn er durch Verdunstung Wasser verliert.

Wir sahen vorhin, dass die Steifheit oder Biegungsfestigkeit saftiger Stengel und Blattstiele während des Längenwachsthums und oft auch noch längere Zeit nach Beendigung desselben durch die Gewebespannung in Folge der Turgescenz der parenchymatischen Gewebemasse und des Gegendrucks der oft durch Collenchym verstärkten Epidermis bewirkt wird. Auf andere Art kommt jedoch die Biegungsfestigkeit älterer, nicht mehr im Längenwachsthum begriffener und mit holzigen Sklerenchymsträngen durchzogener Pflanzentheile zu Stande: dass ein Baumstamm oder ein verholzter Ast oder selbst ein älterer verholzter Blüthenstengel einer Staude oder selbst ein Grashalm biegungsfest und elastisch ist, beruht auf einer ganz anderen Ursache. In diesen Fällen, wo immer verholzte Gewebemassen in dem Organ vorhanden sind, sind es diese allein oder auch unter Mitwirkung von Gewebespannungen, welche die Festigkeit des Organes bestimmen. Bekanntlich ist ein seiner Rinde entkleideter, dünner, aber holziger Weidenzweig fest und elastisch, ebenso sind dünne, aus Stammholz geschnittene Stäbe in hohem Grade biegungsfest und selbst sehr dünne Holzspäne besitzen diese Eigenschaft noch in hohem Grade. Hier ist also die Festigkeit keineswegs durch gegenseitige Spannungen an sich schlaffer Schichten sondern dadurch gegeben, dass das holzige Gewebe an und für sich steif, hart, elastisch, biegungsfest ist, etwa so wie ein Metallstab oder ein Krystall. Neben der merkwürdigen Fähigkeit, das durch Imbibition aufgenommene Wasser in der Substanz der Zellwände rasch fortleiten zu können, haben die verholzten Zellen eben noch die Aufgabe in der Pflanzenwelt, die Biegungsfestigkeit der Organe ohne die Intervention von Gewebespannungen zu erhöhen.

3. Spannung der Gewebeschichten in wachsenden (sich streckenden) Organen (aus dem „Lehrbuch“ III. Aufl. 1873 p. 698 ff.).

Das Wachsthum selber muss Spannungen in den Schichten einer Zellhaut und den verschiedenen Gewebeschichten eines Organs veranlassen, wenn diese, obgleich untereinander fest verbunden, doch so wachsen, dass ihre bleibenden Volum- und Formänderungen verschieden ausfallen. Die Beurtheilung der Wachsthumsvorgänge ist jedoch viel schwieriger als die durch Turgor und Imbibition hervorgerufenen Veränderungen, da sie nicht willkürlich verändert werden können, ohne dass zugleich Turgor und Imbibition sich ebenfalls wesentlich ändern. Da das Wachsthum jedes organischen Gebildes (z. B. der Zellhaut) nur so lange stattfindet, als es mit Wasser durchtränkt (imbibirt) ist, da ferner das Wachsthum einer ganzen Zelle noch ausserdem verlangt, lass sich dieselbe im Turgor befindet, und dieser selbst das Wachsthum ändert, so ist ungemein schwierig, zu entscheiden, in wie weit dieses durch jene, und umgekehrt bedingt wird. Verstehen wir, wie es oben festgesetzt wurde, unter Wachsthum nur bleibende, nicht rückgängig

zu machende Veränderungen der Organisation, Veränderungen, die sich zunächst auf die Molekularstruktur der organisirten Gebilde beziehen, so lässt sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse annehmen, dass das Wachsthum überall erst durch die Imbibition und den Turgor vorbereitet wird, dass die dadurch hervorgerufenen Wirkungen der Molekularkräfte es sind, welche die Einschiebung neuer fester Partikel ermöglichen. Wird z. B. eine Zellhaut durch den Turgor gedehnt, werden ihre Moleküle also von einander entfernt und vielleicht anders geordnet, so kann dieser Zustand durch Aufheben des Turgors ebenfalls aufgehoben, rückgängig gemacht werden, insofern die Haut elastisch ist. Wenn aber während des gedehnten Zustandes Wachsthum durch Einlagerung stattfindet, wenn die Moleküle vergrössert, zwischen ihnen neue feste Moleküle erzeugt werden, so wird sich die Spannung der Haut ändern, im Allgemeinen vermindern; wird jetzt der Turgor aufgehoben, so findet man einen neuen Gleichgewichtszustand der Haut; es ist durch Wachsthum eine bleibende Aenderung eingetreten, die aber durch den hydrostatischen Druck und durch Imbibition ermöglicht wurde. Es lässt sich also der Antheil des Wachsthums an der Gewebespannung zunächst darauf zurückführen, dass durch Einlagerung fester Substanz in bestimmter Form die durch Imbibition und Turgor hervorgerufenen Spannungen theilweise ausgeglichen werden; allein zu einer wirklichen Ausgleichung kommt es nicht, da nach der Einschiebung neuer Partikel der Turgor wieder wächst und die Imbibition sich ändert, wodurch abermals neue Spannungen hervorgerufen werden, welche abermals durch Einlagerung fester Partikel theilweise auszugleichen sind. Man kommt dem wahren Sachverhalt vielleicht ziemlich nahe, wenn man annimmt, dass durch den Turgor und die Imbibition, sowie durch die damit verbundenen sekundären Gewebespannungen die Elasticitätsgrenze der wachsenden Zellhäute beständig beinahe erreicht (oder überschritten) wird, und dass durch die Einlagerung fester Partikeln die im gegebenen Moment herrschende Spannung zum Theil ausgeglichen wird, worauf sich der Vorgang wiederholt, so dass das Wachsthum eine durch Einlagerung fester Substanz unterstützte beständige Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze eines wachsenden Zellhautstückes genannt werden dürfte.

Es versteht sich wohl von selbst, dass diese knapp gefassten Ausdrücke nicht eine Theorie des Wachsthums hinstellen, sondern nur im Grossen und Ganzen den mechanischen Effekt andeuten sollen, den das Wachsthum auf die Gewebespannung und umgekehrt diese auf jenes übt.

Es wird nicht überflüssig sein, einige erklärende Bemerkungen, die den Begriff der Spannung betreffen, hier voraus zuschicken.

Jeder Spannung entspricht eine Gegenspannung; wird ein Gewebe, das sich stärker auszudehnen strebt, durch die damit verbundenen gehindert, so sind beide gespannt, das eine negativ, das andere positiv; negativ ge-

spannt mag das passiv gedehnte, positiv gespannt das an seiner Ausdehnung gehinderte oder das komprimirte genannt werden. Dem entsprechend ist in einer turgescirenden Zelle die Haut negativ, der Inhalt positiv gespannt.

Spannung und Gegenspannung müssen, so lange nicht noch Formänderung oder Bewegung stattfindet, einander gleich sein; d. h. die Arbeit, welche der positiv gespannte Theil leistet, ist gleich der Arbeit, welche der negativ gespannte durch seine Elasticität leistet, oder die in Aktion gesetzten Elasticitätskräfte müssen denselben Werth haben in zwei Schichten, die gegenseitig gespannt und im Gleichgewicht sind. Denkt man sich z. B. einen Stahlcylinder von 1000 mm Länge in einen unten geschlossenen Kautschukschlauch von 500 mm Länge, den er ausfüllt, hineingesteckt, und nun den Schlauch so gedehnt, dass er über das obere Ende des Stahlcylinders hinausragt, und dort zugebunden, so hat man ein gespanntes System; der Kautschuk ist negativ, der Stahl positiv gespannt; da das System in Ruhe ist, muss Spannung und Gegenspannung einander gleich sein; d. h. die Theilchen des Kautschuks suchen sich mit derselben Kraft zusammenzuziehen, mit welcher die des Stahls (welche jetzt zusammengedrückt sind) sich von einander zu entfernen suchen.

Zugleich zeigt dieses Beispiel, dass die Grösse der Spannung oder die sogenannte Spannungsintensität an den Dimensionsänderungen, welche die gespannten Schichten im Augenblicke der Befreiung erleiden, durchaus nicht gemessen werden darf. Nehmen wir z. B. an, bei unserem Stahlkautschuksystem habe der Stahlcylinder von 1000 mm Länge durch den Kautschuk eine Verkürzung von 0,001 mm erfahren, während der Kautschukschlauch von 500 auf 1000 mm gedehnt werden musste, um das System zu Stande zu bringen. Oeffnet man nun den Schlauch oben wieder, so zieht er sich (vollkommen elastisch gedacht) sofort um 500 mm zusammen, der Stahlcylinder aber dehnt sich nur um 0,001 mm aus. Die Dimensionsänderung ist also bei dem Kautschuk 500000 mal grösser als bei dem Stahl, obgleich die Spannung beider gleich gross war. Die Dimensionsänderung aber bezeichnet nur den Grad der erlittenen Dehnung bei dem Kautschuk und der erlittenen Kompression bei dem Stahl. Trennt man nun also die Gewebeschichten eines Internodiums von einander, so bezeichnen die dabei auftretenden Dimensionsänderungen den Grad der Dehnbarkeit und Kompressibilität der Schichten sammt der Grösse der Spannung. Nur in einem Fall kann aus den Dimensionsänderungen befreiter, vorher gespannter Schichten auf die Grösse der Spannung geschlossen werden, wenn man es nämlich mit Schichten von gleicher Dehnbarkeit und Kompressibilität zu thun hat, und wenn dabei vollkommene Elasticität beider obwaltet.

Bei wachsenden Internodien ändert sich in Folge des Wachsthums die Dehnbarkeit der gespannten Schichten; in einem jungen Internodium ist Epidermis und Holz sehr dehnbar, trennt man sie von dem Mark, so

wird dieses sich nur wenig verlängern, weil es nur schwach zusammengedrückt war; die Epidermis und das Holz jedoch werden sich stark verkürzen, weil sie sehr dehnsam sind und dem Mark nachgaben. Die Dimensionsänderungen der Schichten an einem älteren noch nicht ausgewachsenen Internodium dagegen, werden umgekehrt ausfallen; das befreite Mark verlängert sich stark, das befreite Holz aber zieht sich nur unmerklich zusammen, weil es jetzt sehr wenig dehnbar ist und dem Ausdehnungsstreben des Markes nicht folgte; dieses dagegen ist sehr kompressibel geblieben und wurde von dem resistenten Holz an seiner Verlängerung gehindert. Wie gross in beiden Fällen die Spannungsintensität war, lässt sich aus den Dimensionsänderungen durchaus nicht bestimmen, diese zeigen uns nur, dass Spannungen bestehen, welche Theile dehnbar und kompressibel und welche positiv und negativ gespannt sind[1]). Als Regel hat man festzuhalten, dass, wenn bei der Trennung von Gewebeschichten die eine sich zusammenzieht oder ausdehnt, während die andere scheinbar ihre Länge unverändert beibehält, doch beide Schichten gespannt waren; nur ist die, welche ihre Länge nicht ändert, wenig dehnbar oder wenig kompressibel, während die andere diese Eigenschaft in höherem Grade besitzt. Besteht dagegen ein Internodium aus sehr dehnbarer Rinde und sehr kompressibelem Mark, so wird man bei der Trennung an beiden sehr starke Längenänderungen wahrnehmen, obgleich die Spannung in unverletzten Internodien nicht gerade so gross gewesen zu sein braucht wie bei einem anderen Internodium, wo die Rinde weniger dehnbar und das Mark weniger kompressibel ist, die daher bei der Trennung nur geringe Längenänderungen erkennen lassen. Denkt man sich z. B. in unserem Stahl-Kautschuksystem den Stahl durch einen Kautschukcylinder ersetzt, so würde dieser durch den ihn spannenden Kautschukschlauch sehr stark zusammengedrückt werden und bei der Lösung des Systems würde man an dem Schlauch eine geringere Verkürzung, an dem Cylinder aber eine viel grössere Verlängerung im Augenblick der Befreiung wahrnehmen, obgleich die in Aktion gesetzten Spannkräfte die gleichen sind wie bei dem Stahlkautschuksystem.

Gegenseitige Spannung der Gewebeschichten eines Organs in der Längsrichtung, d. h. parallel der Wachsthumsachse des Organs. Bei Internodien aufrecht wachsender Stengel gewinnt

[1]) Kraus hat in seiner Abhandlung „die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen" (Botan. Zeitg. 1867. No. 109) die Längendifferenzen zwischen dem ganzen Internodium und seinen isolirten Gewebsschichten allgemein als Mass der „Spannungsintensität" benutzt, was nach Obigem unrichtig ist. Isolirt man z. B. an einem älteren Internodium Holz und Mark, so zieht sich jenes kaum merklich zusammen, dieses aber dehnt sich stark aus; demnach wäre das Mark im Internodium sehr gespannt, das Holz nicht, während doch die Spannung beider gleich stark und nur im Vorzeichen verschieden ist; auf p. 112 giebt Kraus übrigens das wahre Verhalten der Gewebeschichten wachsender Internodien richtig an.

man eine Vorstellung, wenn auch nicht von der „Spannungsintensität", so doch von der Art (ob — oder +) und Veränderlichkeit der Spannung der einzelnen Gewebeschichten gegen einander, wenn man die Länge der Internodien misst, sodann die Gewebeschichten ohne Zerrung derselben mit einem scharfen Messer trennt, ihre Länge misst und mit der des ganzen Internodiums vergleicht. Es leuchtet ein, dass die Länge des ganzen Internodiums aus der gegenseitigen Spannung seiner Schichten resultirt, von denen die einen bei dem genannten Verfahren kürzer, die andern länger sind als das Ganze und es ist nach dem früher über die Gegenspannung Gesagten zu beachten, dass wenn einzelne Schichten nach der Trennung ihre Länge nicht geändert haben, dieses kein Beweis dafür ist, dass sie innerhalb des ganzen Systems nicht gedehnt oder komprimirt gewesen seien, sondern nur dafür, dass sie der bestandenen Spannung eine grosse Resistenz entgegensetzten, die ihre Dimensionsänderung unmerklich klein erscheinen lässt. Aber auch das Gegentheil ist möglich, dass nämlich eine befreite Gewebeschicht deshalb keine merkliche Verkürzung zeigt, weil sie in so hohem Grade dehnbar und unelastisch ist, dass sie dem Zug der positiv gespannten Schichten nur mit äusserst geringem Widerstand folgt, wobei ihre Elasticitätsgrenze beständig überschritten wird (wahrscheinlich so bei dem Achsencylinder in jüngsten Wurzelenden).

Wendet man nun das genannte Verfahren auf Internodien an, die in raschem Längenwachsthum (Streckung) begriffen sind, so findet man allgemein, dass isolirte Streifen der Epidermis, der ganzen Rinde, des sehr jungen Holzes kürzer sind als das ganze Internodium, dass dagegen das isolirte Mark beträchtlich länger ist, jene waren daher negativ, dieses positiv gespannt. **Jede isolirte Schicht ist schlaff, während das Ganze durch die gegenseitige Spannung straff und steif war.**

Denkt man sich aus einem wachsenden Internodium mit noch nicht verholzten Gefässbündeln eine mediane Längslamelle herausgeschnitten, die aussen von zwei Epidermisstreifen begrenzt ist, denkt man sich ferner die Gewebeschichten derselben durch Längsschnitte isolirt und neben einander liegend, und bezeichnen die Buchstaben E (Epidermis), R (Rindengewebe), H (Holz-Xylem), M (Mark) zugleich die nach der Isolirung bestehenden Längen, so ist im Allgemeinen:

$$E < R < H < M > H > R > E,$$

woraus man zugleich ersieht, dass jede Schicht v o r der Trennung gegen die nächst innere negativ, gegen die nächst äussere positiv gespannt war. Die Epidermis ist allein passiv gedehnt, das Mark allein passiv zusammengedrückt, oder besser an seinem Dehnungsstreben gehindert.

Die Dehnbarkeit und Elasticität der Gewebe verändert sich während des Längenwachsthums eines Internodiums, wie man aus der Vergleichung verschieden alter Internodien eines Stengels erkennt, und zwar nimmt die Dehn-

barkeit des Holzes rasch, die der Epidermis und Rinde langsamer ab, was aus den abnehmenden Verkürzungen dieser Gewebe bei ihrer Isolirung und aus der Verdickung der Zellwände zu erschliessen ist[1]). Das Mark verschieden alter Internodien zeigt verschiedene erst steigende, dann abnehmende Verlängerungen bei Isolirung; bleibt das Ausdehnungsstreben (Erektilität) des Markes gleich, so muss es sich vermöge der zunehmenden Resistenz der passiv gedehnten Schichten, an älteren Internodien bei der Isolirung mehr verlängern, als an jüngeren; später aber bei oder nach dem Aufhören des Längenwachsthums verliert das Mark seine Erektilität, wie daraus zu schliessen ist, dass es bei der Isolirung aus solchen Internodien weniger, endlich nicht mehr sich verlängert[2]), obgleich die Resistenz des Holzes sehr zugenommen hat; denn wäre das Mark jetzt noch ebenso erektil wie vorhin, so müsste es sich, von dem sehr grossen Widerstand des Holzes befreit, jetzt stärker als vorher ausdehnen.

Nach dem eben Gesagten wird man nun die folgenden Zahlen verstehen, wo die Länge des ganzen Internodiums jedesmal = 100 gesetzt, die Verkürzungen als negative, die Verlängerungen als positive prozentische Zahlen verzeichnet sind:

Pflanze.	Nummer der Internodien vom jüngsten zum ältesten fortschreitend.	Längenänderung der isolirten Gewebe in % des ganzen Internodiums.		
		Rinde.	Holz.	Mark.
Nicotiana Tabacum	I—IV	— 5,9	— 1,5	+ 2,9
	V—VII	— 3,1	— 1,1	+ 3,5
	VIII—IX	— 3,5	— 1,5	+ 0,9
	X—XI	— 0,5	— 0,5	+ 2,4
Nicotiana Tabacum	I—II	— 2,2	. . .	+ 2,3
	III—IV	— 1,2	. . .	+ 4,2
	V—VII	— 1,0	. . .	+ 2,8
	VII—IX	— 1,8	. . .	+ 2,7
Sambucus nigra	I	— 2,6	— 2,6	+ 4,0
	II	— 2,0	— 2,8	+ 5,5
	III	— 1,5	— 0,0	+ 1,5
Sambucus nigra	I	— 0,6	. . .	+ 3,7
	II	— 1,6	. . .	+ 5,1
	III	— 0,0	. . .	+ 0,9
Sambucus nigra	I	— 1,3	. . .	+ 6,5
	II	— 1,5	. . .	+10,1
	III	— 0,6	. . .	+ 2,3

[1]) Die abnehmende Dehnbarkeit der Epidermis wurde von Kraus (l. c. Tabellen, p. 9) durch Anhängung von Gewichten an Epidermisstreifen bestimmt.

[2]) Die Beziehung der Gewebespannung zum Wachsthumszustand des Internodiums (d. h. zur Phase seiner grossen Wachsthumsperiode) bedarf neuer und aus-

Aehnliche Verkürzungen der äusseren Gewebe und Verlängerungen des Parenchyms lassen sich leicht bei wachsenden Blattstielen, z. B. denen von Beta, Rheum, Philodendron u. a. konstatiren.

Spaltet man durch einen oder durch zwei kreuzweise geführte Längsschnitte ein wachsendes Internodium oder einen Blattstiel, so krümmen sich die Theile konkav nach aussen, offenbar in Folge der Ausdehnung der Marktheile und der Zusammenziehung der äusseren Gewebe; am deutlichsten tritt die Erscheinung hervor, wenn man zuerst eine mittlere Lamelle aus dem Ganzen durch zwei parallele Längsschnitte darstellt, diese flach hinlegt und nun das Mark der Länge nach halbirt; sowie das Messer vorwärts schreitet, krümmen sich auch die beiden Hälften fortschreitend nach aussen konkav. Trennt man, statt sie zu halbiren, von jeder Mittellamelle von aussen nach innen fortschreitend, dünne Gewebestreifen ab, zunächst einen, der die Epidermis mit enthält, dann einen, der das Rindengewebe, einen der das Holz enthält, so krümmen sie sich sämmtlich konkav nach aussen, weil die an einander grenzenden Schichten sämmtlich auf der Aussenseite negativ, auf der Innenseite positiv gespannt sind, und nun bei der Trennung jedesmal die Aussenseite sich verkürzt, die Innenseite sich verlängert.

Dass gleichzeitige Verkürzung der Aussen- und Verlängerung der Innenseite die Ursache dieser Krümmung ist, folgt ohne Weiteres aus den vorhin angeführten Messungen, kann aber auch direkt beobachtet werden, wie folgende Tabelle zeigt; aus wachsenden Internodien von beträchtlicher Dicke wurden Mittellamellen herausgeschnitten, diese flach hingelegt und dann das Mark durch einen Längsschnitt halbirt; der Radius der Krümmung bestimmt, welche jede Hälfte sofort annahm und dann durch Anlegen einer auf Kartonstreifen gedruckten Millimetertheilung sowohl die Länge der konvexen Mark- wie die der konkaven Epidermisseite gemessen.

Name der Pflanze.	Länge des ganzen Internodiums.	Krümmungsradius des Sektors.	Verkürzung der konkaven Epidermisseite.	Verlängerung der konvexen Markseite.	Halbe Dicke des Internodiums.
Sylphium perfoliatum.					
Linke Hälfte . .	69,5 mm	4 cm	2,8 Proz.	9,3 Proz.	3 mm
Rechte Hälfte . .	69,5 „	4 „	2,4 „	9,3 „	3 „

führlicher Untersuchung. Die Tabelle III bei Kraus (Botan. Zeitung 1867) zeigt, dass die grössten Längenunterschiede von Rinde und Mark nicht immer in die Zeit des grössten Längenwachsthums fallen, und dass auch nach dem Aufhören desselben noch Spannungen fortbestehen; es ist jedoch zu bemerken, dass die Methode, nach welcher diese Zahlen gewonnen sind, erheblichen Bedenken unterliegt.

Name der Pflanze	Länge des ganzen Internodiums	Krümmungsradius des Sektors	Verkürzung der konkaven Epidermisseite	Verlängerung der konvexen Markseite	Halbe Dicke des Internodiums
Sylphium perfoliatum, älteres Internodium.					
Linke Hälfte . .	190 mm	3—4 cm	2,8 Proz.	9,5 Proz.	3,5 mm
Rechte Hälfte . .	190 „	3—4 „	2,6 „	10,8 „	4,5 „
Macleya cordata.					
Hohl	134,5 „	5—6 „	0,74 „	7,1 „	3,3 „

Entsprechend den Längenmessungen ganz isolirter Schichten zeigte sich auch bei den Krümmungen halber Mittellamellen, dass die Zusammenziehung der Epidermis geringer ist als die Ausdehnung des konvexen Markes. Da eine herausgeschnittene Mittellamelle etwas länger ist als das ganze Internodium, so würde, hätte man ihre Länge zu Grunde gelegt und = 100 gesetzt, die % Verkürzung der Aussenseite grösser, die Verlängerung der Markseite kleiner ausgefallen sein.

Eine beträchtliche Geschwindigkeit des Längenwachsthums, verbunden mit einer gewissen physikalischen Differenzirung der Gewebeschichten, wie wir sie bei den aufrechten Laubsprossen, starken Blattstielen und Ranken finden, scheint im Allgemeinen erforderlich, um die beschriebenen Gewebespannungen hervorzurufen, da man sie bei sehr langsam wachsenden Stammgebilden, wie den dicken Rhizomen, den abwärts wachsenden dicken Ausläufern der Yucca- und Dracaenaarten u. dgl. nicht findet; dass es sich bei dem Zustandekommen der Spannung mehr um eine physikalische, die Elasticität und Dehnbarkeit betreffende Verschiedenheit der Schichten als um morphologische Differenzirung derselben handelt, zeigt die Thatsache, dass sehr kräftige Spannungen auch zwischen den äusseren und inneren Schichten des in sich morphologisch gleichartigen Hyphengewebes der Strünke grosser Hutpilze stattfinden. — Innerhalb der wachsenden Endregion der Wurzeln dagegen, wo zwei morphologisch scharf gesonderte Gewebemassen, ein axiler Fibrovasalstrang und die ihn umgebende parenchymatische Rinde verbunden sind, findet man keine so merkliche Spannung, wenn man das Organ durch einen oder durch zwei gekreuzte Längsschnitte spaltet, oder wenn man die Schichten ganz von einander trennt. Da man jedoch leicht konstatiren kann, dass die Rinde der Wurzel rascher und länger wächst als der axile Strang [1]), so darf man annehmen, dass in der unverletzt wachsenden Wurzel dennoch eine geringe Schichtenspannung existirt, wobei die Rinde positiv, der axile Strang negativ gespannt ist, jedoch erreicht diese Spannung nur selten eine

[1]) Die Längshälften gespaltener Wurzeln wachsen tagelang fort und krümmen sich dabei konkav auf der Schnittfläche.

solche Grösse, dass sie bei der Längsspaltung durch Einwärtskrümmung der Theile sogleich sichtbar wird, wahrscheinlich deshalb, weil der axile, noch ganz cambiale [1]) Strang so dehnbar ist, dass er dem Zug der Rinde fast widerstandslos folgt. Anders wird es in den älteren, ganz ausgewachsenen Partien der Wurzel, hinter dem fortwachsenden Ende (welches nur einige bis 10 mm lang ist): wird die Wurzel hier gespalten, so klaffen die Theile gewöhnlich konkav nach aussen, wenn auch viel schwächer als innerhalb der wachsenden Region bei aufrechten Stengeln; ziemlich stark ist die Krümmung jedoch bei den Luftwurzeln der Aroideen, wo auch zuweilen die entgegengesetzte Einkrümmung an der Spitze recht auffällig ist.

Die oben für die Stengel angegebenen Spannungszustände beziehen sich sämmtlich auf solche Internodien und Blattstiele, die bereits aus dem Knospenzustand herausgetreten sind; innerhalb der Knospen selbst und besonders am Vegetationspunkt scheinen keine oder nur ebenso geringe Schichtenspannungen zu bestehen, wie in den Wurzelspitzen. Erst mit der fortschreitenden Cutikularisirung der Epidermis und der beginnenden Verdickung der Bastzellen treten die Spannungen deutlich hervor.

Nicht selten behalten einzelne Partien völlig ausgebildeter Organe, zumal von Blättern, die während des Wachsthums erworbenen Schichtenspannungen bei, die in solchen Fällen besonders gross zu sein pflegen: so ist es bei den Bewegungsorganen, den sogenannten Polstern der periodisch beweglichen und reizbaren Blätter der Papilionaceen, Mimosen, Oxalideen u. a. Während in diesen Fällen die eigentlichen Blattstiele und die Internodien, aus denen sie entspringen, schon längst starr geworden sind und keine merklichen Schichtenspannungen mehr zeigen, findet man bei den Bewegungspolstern eine ausserordentliche Verlängerung der parenchymatischen Rinde, wenn man sie von dem axilen, festen Fibrovasalstrang abtrennt, und dementsprechende heftige Krümmungen, wenn man diese Organe der Länge nach spaltet. Den Gegensatz zu ihnen findet man in den sogenannten Knoten der Grashalme, d. h. in den ringförmigen polsterartigen Verdickungen an der Basis der Blattscheiden; in ihnen ist eine merkliche Spannung nicht vorhanden. Schneidet man eine radiale Lamelle heraus und trennt man sie in innere und äussere Schichten, so treten keine Krümmungen ein, während solche in den jungen Internodialstücken, über den Knoten (umhüllt von den Scheiden) aufs lebhafteste sich geltend machen. Hier beruht, wie man annehmen darf, die Spannungslosigkeit oder doch die Geringfügigkeit der Spannung wahrscheinlich auf dem Zusammentreffen zweier Momente, einmal des Aufhörens des Wachsthums des Parenchyms in dem Polster (obgleich es wachsthumsfähig bleibt und unter Umständen neu zu wachsen beginnt) andererseits der Dehnbarkeit der Fibrovasalstränge, die hier innerhalb des

[1]) d. h. noch aus embryonalem Gewebe bestehende. Zusatz 1892.

Polsters nicht oder erst sehr spät verholzen, nachdem die Zellen derselben Stränge, da wo sie in der dünnen Scheide und im Internodium verlaufen, längst stark verholzt und starr geworden sind. So lange daher das Parenchym dieser Organe wächst, dehnt es die widerstandslosen Stränge aus, und wenn es zu wachsen aufhört, so bleibt keine merkliche Spannung übrig; bei den Bewegungsorganen periodisch beweglicher und reizbarer Blätter dagegen wird der axile Fibrovasalstrang elastisch resistent, bevor das umgebende Parenchym zu wachsen aufhört; geschieht dies nun, so bleibt eine Spannung übrig, welche durch die ausserordentliche Befähigung zur Turgescenz und Imbibition des Parenchyms noch gesteigert wird.

Wenn bei der Isolirung die vorher passiv gedehnten Gewebe sich plötzlich verkürzen, das positiv gespannte Mark sich plötzlich verlängert, so muss dieser Vorgang mit einer entsprechenden Formänderung der Zellen verbunden sein[1]: die sich verkürzenden Zellen werden auch im Querschnitt weiter, die sich verlängernden des Markes aber enger werden müssen. Direkt messbar sind diese Veränderungen der Querdimensionen jedoch nicht; wie sich leicht berechnen lässt, fallen die zu erwartenden Werthe so gering aus, dass man auf ihre Messung nach gewöhnlichen Methoden verzichten muss.

Jedenfalls folgt aber aus dem Gesagten, dass die passive Längsdehnung der Epidermiszellen u. s. w. im wachsenden Internodium dieselben enger macht, die junge Epidermis also, weil sie zu kurz für die innere Gewebemasse ist, auch zu eng für dieselbe sein muss; ebenso muss das Mark, an seiner Ausdehnung im wachsenden Internodium durch die umliegenden Schichten gehindert, sich in den Querrichtungen auszudehnen suchen, es wird, weil es für die längsgedehnten Gewebe eigentlich zu lang ist, auch zu dick für dieselben sein müssen und sie auseinander zu drängen suchen. Demnach folgt aus dem beobachteten Bestehen der Längsspannung der Gewebeschichten eines in die Länge wachsenden Organes, dass in demselben auch eine Querspannung der Art bestehen muss, dass die äusseren Schichten passiv nach aussen gedehnt werden, während die an ihrer Ausdehnung in die Länge gehinderten Markzellen sich quer zu erweitern suchen.

Wenn man niedrige Querscheiben[2] aus längswachsenden Organen durch einen radialen Längsschnitt spaltet, so klaffen sie auf, offenbar weil sich die Epidermis in peripherischer Richtung kontrahirt, für die inneren Gewebe also

[1] An eine nur einigermassen erhebliche Volumenänderung der Markzellen bei der Isolirung ist nicht zu denken, wenn man beachtet, dass weder das Wasser des Inhalts noch die mit Wasser durchtränkten Häute durch Druck und Dehnung bei den hier wirksamen Kraftgrössen ihr Volumen ändern. Eine Volumenänderung des ganzen Marks könnte höchstens durch eine Volumenänderung der Intercellularräume in Folge der Formänderung der Zellen eintreten.

[2] Sachs, Exp.-Physiol. 1865, p. 471.

vorher zu eng, d. h. passiv gedehnt war. Dagegen scheint das Bestreben an ihrer Längsdehnung gehinderter Markzellen, sich quer zu erweitern, nicht immer durch das umliegende Holz und Rindengewebe verhindert, sondern oft sogar dadurch unterstützt zu werden, dass diese das Mark umhüllenden Gewebeschichten in Richtung der Peripherie stärker wachsen als das Mark und dem entsprechend es in der radialen Richtung nach aussen zerren. Einen augenfälligen Beweis für dieses Verhalten liefert das so überaus häufige Hohlwerden von Stengeln und Blattstielen innerhalb der Zeit und Region, wo noch lebhaftes Längenwachsthum stattfindet; das Dickenwachsthum des Markes reicht nicht hin, den von dem umliegenden Gewebe umschlossenen und sich erweiternden Raum zu erfüllen, seine Zellen trennen sich in longitudinaler Richtung; und der Holzcylinder bleibt auf seiner Innenseite von einer Markschicht ausgekleidet, deren Längsspannung noch fort besteht. Demonstriren lässt sich das Vorhandensein dieser Zerrung des Markes nach aussen auch in längswachsenden und zugleich rasch an Umfang zunehmenden Internodien mit soliden Markcylindern (Nicotiana, Sylphium perfoliat.), indem man eine frische Querplatte (auf Glas liegend) durch einen axilen Längsschnitt halbirt; statt dass nun die beiden Schnittflächen des Markes parallel neben einander liegen, ziehen sie sich bogenförmig von einander ab, so dass die Holzrindentheile des Schnittes an der Querscheibe einander noch berühren, in der Mitte des Markes aber beide Hälften auseinander weichen. Dies ist ein Zeichen der nach aussen gerichteten Zerrung des Markes und der Tendenz des Holzrindenmantels sich peripherisch auszudehnen.

Uebrigens beruhen diese Angaben bis jetzt auf wenigen Beobachtungen, von deren Erweiterung bessere Aufschlüsse zu erwarten sind. Vermuthen darf man jedoch schon jetzt, dass in jungen Internodien, bevor die Verholzung des Fibrovasalsystems beginnt, das Mark einen in den Radialrichtungen nach aussen zielenden Druck ausübt, dem sich später, wenn das Wachsthum von Holz und Rinde in tangentialer Richtung stärker wird, eine Zerrung nach aussen beigesellt, die endlich so stark wird, dass sie das quergerichtete Dehnungsstreben des Markes überwiegt, so dass dieses nun wirklich in der Querrichtung passiv gedehnt (und gleichzeitig in longitudinaler Richtung zusammengedrückt) ist, bis endlich seine Zellreihen in der Mitte sich von einander lösen und eine axile Markhöhle entsteht, wenn nicht etwa das ganze Mark seine Säfte verliert und vertrocknet, wie z. B. bei Sambucus nigra u. a. Wenn aus den Beobachtungen von Kraus (bot. Zeit. 1867 p. 112) hervorgeht, dass die Markzellen wachsender Internodien mikroskopisch gemessen länger sind als die ausgewachsener Internodien, so ist dies nach dem bisher Gesagten dahin zu verstehen, dass die Markzellen endlich ihre Fähigkeit sich bei der Isolirung longitudinal zu strecken, verlieren; innerhalb des Internodiums sind sie gewiss *nicht* anfangs länger, später nicht wirklich kürzer, sondern dies tritt erst bei der Isolirung ein und beweist, dass die

Markzellen zuletzt die Fähigkeit, ihre Form im Augenblick der Isolirung zu ändern, verlieren, also starr werden.

Die hier über die Gewebespannung wachsender Internodien und Blattstiele vorgetragenen Anschauungen finden, wie ich glaube, eine Stütze in der Thatsache, dass auf die plötzliche, sehr kräftige Verlängerung des Markes im Augenblicke seiner Befreiung von den umliegenden Gewebeschichten, eine langsam fortschreitende, aber Tage lang andauernde Verlängerung folgt, während dagegen die passiv gedehnte Rinde und Epidermis nachträglich kaum noch eine erhebliche Verkürzung (aber auch im Wasser liegend keine Verlängerung nach Kraus) erfährt. Diese nachträgliche Verlängerung des isolirten Markes findet in ungemein energischer Weise statt, wenn es in Wasser liegend solches aufnimmt, wie bereits Kraus gezeigt hat, aber die Verlängerung dauert auch (was bisher übersehen wurde) fort, wenn das Mark in trockener Luft sogar geringe Quantitäten seines Wassers verliert.

Der isolirte Markcylinder eines wachsenden Internodiums ist sehr schlaff, dehnbar, biegsam; legt man ihn in Wasser, so wird er in kurzer Zeit straff, steif, elastisch, länger und, wie es scheint, auch dicker; die Verlängerung kann in wenigen Stunden bis 40 % und selbst mehr betragen. Diese Vorgänge sind erklärlich, wenn man den Markzellen eine sehr kräftige Endosmose zuschreibt[1]), vermöge deren sie in hohe Turgescenz gerathen, wobei die Markzellen nicht nur beträchtlich umfangreicher, sondern auch steifer werden müssen (vergl. oben). Die beträchtliche Umfangszunahme aber setzt, bei der Geschwindigkeit des Vorgangs, eine sehr beträchtliche Dehnbarkeit der Zellhäute voraus. Lässt man Markprismen in freier Luft liegen, so verkürzen sie sich selbst unter diejenige Länge, die sie im ganzen Internodium besassen (Kraus l. c. Tabellen p. 29); offenbar ziehen sich, indem der Turgor durch Wasserverlust sinkt, die vorher gedehnten Zellhäute elastisch zusammen.

Sorgt man nun aber dafür, dass isolirte Markcylinder zwar kein Wasser aufnehmen, aber auch nur unbeträchtliche Quantitäten verlieren können, indem man sie in eine Glasröhre oder einen mit trockener Luft gefüllten Glascylinder von etwa 1 Liter Inhalt einschliesst, so verlängern sie sich dennoch Tage lang, wenn auch nicht so beträchtlich wie bei Wasseraufnahme, so doch sehr deutlich, und zwar trifft die Verlängerung vorwiegend die älteren Theile, während die jüngsten sich zuweilen verkürzen. Das Ganze wird an der Oberfläche trocken und dabei steif. Aus zahlreicheren Beobachtungen wähle ich die folgende zur Erläuterung des Gesagten.

Ein Markprisma eines 235,5 mm langen Sprosstheils von Senecio umbrosus verlängerte sich im Augenblicke der Isolirung um 5,7 % und wog

[1]) Die Konzentration der Parenchymsäfte ist trotz der heftigen Wassereinsaugung sehr gering, wie die Thatsache beweist, dass ich in solchen Markcylindern nur 5 bis 2 % Trockensubstanz fand, wovon doch ein beträchtlicher Theil auf die Zellhäute, das Protoplasma und körnige Einschlüsse entfällt.

5,3 g. Es ward durch Tuschestriche in drei Theile getheilt, von denen I das älteste, III das jüngste Stück umfasste; die Längen waren I = 100 mm, II = 100 mm, III = 49,0 mm.

Darauf wurde das Markprisma in ein trockenes Glasrohr gesteckt, dieses beiderseits verkorkt. Nach 14 Stunden zeigten die Theile folgende Verlängerungen: I um 4,5 mm, II um 6,5 mm, III um 2,0 mm (= 4,1%); dabei hatte das Mark 0,15 g Wasser verloren. Nach abermals 26stündigem Verweilen in dem Glasrohr waren neuerdings folgende Verlängerungen der Theile eingetreten:

Bei I um 2,5 mm, II um 0,5 mm, III verkürzt um 0,5 mm. Dabei war kein weiterer Gewichtsverlust eingetreten, weil die Wand des Glasrohres sich mit feinem Wasserdunst beschlagen hatte (die Luft in dem Rohr also mit Wasserdampf gesättigt war).

Das Mark wurde nun in Wasser gelegt, und schon nach 6 Stunden waren folgende Verlängerungen eingetreten:

I um 18 mm, II um 23 mm, III um 11 mm

oder[1]) I um 16,8% II um 21,6% III um 21,6%.

Dabei wurde das Mark beträchtlich dicker und nahm 6,0 g Wasser auf.

Die Trockengewichtsbestimmung ergab, dass es nur 0,22 g feste Substanz enthielt; diese Substanz war nach der Isolirung des Markes mit 5,08 g Wasser vereinigt, verlor dann 0,15 g, am Ende des Versuchs aber hatte sie noch 6 g aufgenommen; oder Anfangs enthielt das Mark 4,23%, am Ende nur 1,97% feste Masse. Versuche dieser Art zeigen, dass das Mark der jüngsten Internodien sein Wasser am leichtesten durch Verdunstung verliert, wie aus der Verkürzung folgt; Kraus kam durch andere Versuche zu demselben Resultate und zeigte ausserdem (nicht im Gegensatz wie er sagt, sondern in Uebereinstimmung damit), dass das ältere Mark wachsender Internodien das Wasser energischer anzieht und sich dabei stärker ausdehnt als das jüngere (Kraus l. c. p. 123).

Fragt man nun, wie die Verlängerung des Markes trotz des, wenn auch kleinen, Wasserverlustes zu denken sei, so wird man zunächst beachten müssen, dass die Oberfläche desselben unter den genannten Bedingungen auffallend trocken wird. Es ist kaum möglich diese bedeutende Austrocknung der Oberfläche dem geringen Wasserverlust, den die Wägung des Ganzen ergiebt, zuzuschreiben; wahrscheinlich ist es vielmehr, dass die inneren Markzellen den äusseren das Wasser entziehen und sich dabei verlängern; die äussern aber würden sich verkürzen, wenn sie nicht durch die innern gedehnt würden. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt die Steifheit des Markes in diesem Zustand, die von der zwischen trockener Aussenschicht und saftiger Innenmasse bestehenden Spannung herrührt; halbirt man nämlich das Mark-

[1]) Nämlich verglichen mit der Länge vor dem Einlegen in Wasser.

prisma der Länge nach, so klaffen die Theile nach aussen, zuweilen krümmt sich die Aussenseite sogar sehr kräftig konkav. Wenn nun die inneren Markzellen im Stande sind, den äussern das Wasser zu entziehen, so darf man annehmen, dass auch die äusseren Markzellen im Stande sind, dem umliegenden Holz und überhaupt den peripherischen Geweben Wasser zu entziehen, diese dadurch an kräftiger Turgescenz zu hindern, wodurch ihr Wachsthum verlangsamt wird zu Gunsten des Markes, von dem sie nun passiv gedehnt werden. Beachtenswerth ist dabei, dass die Markzellen bei einem Minimum von gelösten Stoffen in ihrem Inhalt, dennoch so kräftig das Wasser einsaugen, es umliegenden Geweben entziehen, die offenbar viel reicher an gelösten Inhaltsstoffen sind.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergiebt sich nun auch von selbst, warum Längshälften oder Längsviertel von Sprossen in Wasser gelegt sich so ausserordentlich stark nach aussen krümmen, und warum eine, wenn auch geringere, aber lange Zeit zunehmende Krümmung auch dann eintritt, wenn man derartige Stücke in einem verschlossenen Glas mit anfangs trockener Luft liegen lässt.

SIEBENTE ABTHEILUNG.

ÜBER DIE TROPISMEN ALS REIZWIRKUNGEN AN WACHSENDEN PFLANZENTHEILEN.

XXXIV.

Längenwachsthum der Ober- und Unterseite horizontalgelegter sich aufwärts krümmender Sprosse.

1871.

Aus: Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. I, 1874, Heft 2. — 1872, p. 193 ff.

In meinem Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen (1865 p. 507—509) habe ich gezeigt, dass die Aufwärtskrümmung horizontal (oder schief) gelegter Sprosse auf verschiedenem Längenwachsthum der Ober- und Unterseite beruht, dass die Gewebeschichten der unteren, konvex gewordenen Seite nach vollständiger Isolirung länger sind und bleiben, als die gleichnamigen Gewebeschichten der konkaven Oberseite. — Für die Theorie der Aufwärtskrümmung ist es aber wichtig, nicht bloss das Wachsthumsverhältniss der Ober- und Unterseite unter sich zu kennen, sondern auch zu wissen, wie sich das Wachsthum beider Seiten verhält zu dem Wachsthum derselben Gewebeschichten im normalen aufrechten Zustande; mit anderen Worten, es ist die Frage zu lösen, ob durch die horizontale (oder schiefe) Lage eines sonst aufrecht wachsenden Sprosses, das Wachsthum auf der Unterseite absolut beschleunigt, auf der Oberseite absolut verlangsamt wird? — Meine im Sommer 1870 und im Frühjahr 1871 gemachten Untersuchungen haben diese Frage vollständig und ausnahmslos bejaht[1]) und ausserdem neue Thatsachen für die Theorie der Aufwärtskrümmung ergeben.

Die Versuche wurden einerseits an solchen Stengeln gemacht, bei denen das wachsende und daher der Aufwärtskrümmung fähige Stück eine beträchtliche Länge besitzt, anderseits mit den Halmen von Gramineen, wo die Fähigkeit der Aufwärtskrümmung auf die als Knoten bezeichneten kurzen Querzonen beschränkt ist.

I. Versuche mit Stengeln, deren krümmungsfähiger Theil eine beträchtliche Länge (5—20 cm) besitzt. Von im Freien kräftig vegetirenden Pflanzen wurde eine grössere Zahl senkrecht aufwärts wachsender Sprosse von möglichst gleicher Höhe und Dicke, über-

[1]) Betreffs der Wurzeln vergl. p. 850 dieses Bandes. Zusatz 1892.

haupt von gleichem Aussehen, sehr sorgfältig ausgesucht und abgeschnitten, die Blätter dicht am Stengel weggenommen und die Terminalknospe sammt den obersten, noch sehr jungen Internodien entfernt. Diese Stammstücke wurden sodann sämmtlich gleich lang gemacht und nun in vier Gruppen von gleicher Anzahl sortirt; auch diese Sortirung muss sehr sorgfältig geschehen. Die Stengelstücke der ersten Gruppe werden sofort analysirt, d. h. es werden von ihnen Rindenstreifen und Markstreifen mittels eines scharfen Messers hergestellt und jeder Streifen sogleich gemessen, in den folgenden Tabellen sind die Längen in der mit „frisch" überschriebenen Kolumne enthalten. — Die Stücke der zweiten Gruppe werden in einen geräumigen, mit Deckel gut verschliessbaren Zinkkasten eingeschlossen; der Boden desselben ist mit feuchtem Sand bedeckt, der an einer Seite wallartig aufgehäuft ist; in diesen Sandwall werden die Stücke mit ihrem dickeren Ende horizontal so eingesteckt, dass sie frei schweben. Die Längen nach der Aufwärtskrümmung der Gewebestreifen dieser Gruppe sind in den Tabellen in der Kolumne eingetragen, die mit „horizontal gelegt" oder „frei horizontal" überschrieben ist. — Die Stengelstücke einer dritten Gruppe werden horizontal in den Sand des Kastens gelegt, mit einer 4—5 cm dicken Lage feuchten Sandes bedeckt, auf diesen eine Glasplatte gelegt und diese mit Gewichten beschwert, um die Aufwärtskrümmung zu verhindern; in anderen Fällen werden die Stengel in offene Glasröhren von gerade hinreichender Weite vollständig eingeschoben und horizontal auf den Sand gelegt, um auf diese Weise die Aufwärtskrümmung zu verhindern, in den Tabellen ist dies mit „horizontal unter Sand" oder „Im Glasrohr" bezeichnet. — Eine vierte Gruppe von Stengelstücken wird in einen Glascylinder gestellt, dessen Boden mit feuchtem Sand bedeckt ist; sie stehen darin nicht vollständig senkrecht, sondern etwas schief, an die Glaswand gelehnt; der Cylinder wird oben bedeckt und in einen finstern Raum neben dem Zinkkasten gestellt; die Längen der Gewebestreifen dieser Gruppe finden sich in den Tabellen unter der Aufschrift „aufrecht" oder „schief aufrecht".

Nachdem an den „frei horizontal liegenden" Stücken im Zinkkasten eine kräftige Krümmung eingetreten war, wurden sämmtliche Stücke aller Gruppen in der oben angegebenen Weise analysirt, die Längen der Gewebestreifen auf einem glatten Papier mit parallelen Horizontallinien angezeichnet und dann gemessen[1]). Tabelle 1 giebt über die Einzelheiten die nöthige

[1]) Da die Zerlegung der sämmtlichen Sprosse eines Versuchs oft mehr als eine Stunde in Anspruch nimmt, so darf nicht eine Gruppe nach der andern analysirt werden; ich verfuhr vielmehr so, dass der Reihe nach ein Spross der ersten, zweiten, dritten, vierten Gruppe, dann ebenso ein zweiter Spross jeder Gruppe u. s. w. vorgenommen wurde; so vertheilt sich die Zeit der Untersuchung auf die einzelnen Gruppen gleichmässig genug.

Auskunft, bei den anderen Tabellen sind immer nur die Mittelzahlen aufgeführt.

Als „Rinde“ gilt im Allgemeinen eine Gewebeschicht, die sich leicht mit einem Zug des Messers, zwischen ihr und dem tieferen Gewebe hingeführt, ablösen lässt.

1.

Paeonia decora

14.—15. März. Dauer 17 Stunden.

Stengelstücke aus je drei Internodien bestehend: sämmtlich 165 mm lang abgeschnitten.

Länge der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	nach 17 Stunden horizontal gelegt	nach 17 Stunden schief aufrecht gestellt
konkave Rinde	164,5	167,3	171,8
	165,6	168,0	170,5
	164,4	166,0	170,8
Mittel	**164,8**	**167,1**	**171,0**
konkaves Mark	167,0	180,0	179,8
	167,5	179,2	179,1
	167,5	179,0	178,0
Mittel	**167,3**	**179,4**	**178,9**
konvexes Mark	166,5	185,0	180,5
	167,5	184,0	179,0
	167,4	183,5	179,0
Mittel	**167,1**	**184,1**	**179,5**
konvexe Rinde	163,2	181,5	174,8
	163,6	180,5	172,5
	164,5	181,5	172,6
Mittel	**163,7**	**181,1**	**173,3**

Nimmt man von den frischen Stücken die mittlere Länge von oberer und unterer Rinde, oberem und unterem Mark, nämlich

Rinde = 164,2 mm

Mark = 167,2 mm

und zieht man diese von den Rinden und Marklängen der beiden letzten Kolumnen ab, so erhält man die

Zuwachse in Millimetern.

Gewebestreifen	horizontal gelegt	schief aufrecht
konkave Rinde	2,9	6,8
konkaves Mark	12,2	11,7
konvexes Mark	16,9	12,3
konvexe Rinde	16,9	9,1

Die horizontalgelegten Stücke hatten sich mit einem Krümmungsradius von 10—11 cm so aufwärts gekrümmt, dass das freie Ende senkrecht aufwärts stand.

2.

Cimicifuga foetida

31. Mai—1. Juni 1870: Dauer 24 Stunden.

Die Stengelstücke bestanden aus je zwei Internodien und wurden sämmtlich 252 mm lang gemacht.

Die Zahlen sind Mittel aus je zwei gleichbehandelten Stengelstücken.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	horizontal gelegt		schief aufrecht
		frei liegend	unter Sand	
konkave Rinde	257,0	257,5	257,3	273,0
konkaves Mark	257,2	276,5	271,5	286,7
konvexes Mark	257,2	283,0	275,0	287,7
konvexe Rinde	251,0	277,5	268,3	275,0

Zuwachslängen in Millimetern binnen 24 Stunden.

Gewebestreifen	horizontal gelegt		schief aufrecht
	frei liegend	unter Sand	
konkave Rinde	6,5	6,3	22,0
konkaves Mark	19,5	14,3	29,0
konvexes Mark	25,8	17,8	30,5
konvexe Rinde	26,5	17,3	24,0

Der krümmungsfähige Theil lag etwas vor der Mitte der Sprossstücke; bei den frei horizontal gelegten Stücken war das vordere freie Ende vollständig aufgerichtet, etwas zurückgeneigt, der Krümmungsradius[1]) der am stärksten gekrümmten Stellen betrug 5,5 cm, die Krümmung selbst über

[1]) Die Krümmung wurde auf einem System konzentrischer Kreise von bekannten Radien gemessen.

100 Bogengrade. — Bei den unter Sand liegenden war, nach dem Herausnehmen der Krümmungsradius c. 15 cm, die Krümmung selbst c. 45 Bogengrade. — Sowohl bei den frei, wie unter Sand horizontal gelegenen Stücken blieb nach der Spaltung die untere Hälfte aufwärts gekrümmt.

3.

Sida Napaea.

1.—2. Mai 1870; Dauer 20 Stunden.

Die Stengelstücke bestanden aus je 6—7 Internodien und waren sämmtlich 300 mm lang abgeschnitten.

Die Zahlen sind Mittel aus je 4 Exemplaren.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	horizontal gelegt		schief aufrecht
		frei liegend	unter Sand	
konkave Rinde	298,0	310,5	305,4	318,8
konkaves Mark	308,8	337,5	327,1	341,5
konvexes Mark	308,8	342,9	327,6	342,0
konvexe Rinde	298,0	328,2	312,1	319,6

Zuwachslängen in Millimetern binnen 24 Stunden.

Gewebestreifen	horizontal gelegt		schief aufrecht
	frei liegend	unter Sand	
konkave Rinde	12,5	7,4	20,8
konkaves Mark	28,7	18,3	32,7
konvexes Mark	34,1	18,8	33,2
konvexe Rinde	30,2	14,1	21,6

Die horizontal frei liegenden Stücke hatten unterhalb ihrer Mitte eine Krümmung von circa 90 Bogengraden bei einem Krümmungsradius von ungefähr 6 cm angenommen, der hintere und vordere Theil jedes Stückes war gerade geblieben; nach dem Spalten behielt die konvexe Hälfte eine beträchtliche Krümmung aufwärts. — Die unter Sand gelegenen Sprosse schnellten nach Beseitigung der Belastung empor und zeigten in ihrem mittleren Stück eine Krümmung von circa 35 Bogengraden bei 24 cm Krümmungsradius.

4.

Epilobium hirsutum.

4.—5. Juni 1870; Dauer 24 Stunden.

Die Stengelstücke sämmtlich 245 mm lang geschnitten.

Die Zahlen sind Mittel aus je zwei Stücken.

Länge der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	horizontal gelegt		aufrecht
		frei horizontal	in Sand	
konkave Rinde	243,8	247,2	246,0	249,7
konkaves Mark	252,8	256,8	256,0	261,2
konvexes Mark	252,8	260,7	257,2	261,2
konvexe Rinde	243,8	257,5	250,5	249,7

Zuwachslängen in Millimetern.

Gewebestreifen	horizontal gelegt		aufrecht
	frei horizontal	unter Sand	
konkave Rinde	3,4	2,2	5,9
konkaves Mark	4,0	3,2	5,4
konvexes Mark	7,9	4,4	8,4
konvexe Rinde	13,7	6,7	5,9

5.

Epilobium hirsutum.

9.—10. Juni 1870, 24 Stunden Versuchsdauer.

Stengelstücke von 5—6 Internodien, sämmtlich 300 mm lang; die Zahlen sind Mittel aus je 3 Exemplaren.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	horizontal gelegt		schief aufrecht
		frei horizontal	im Glasrohr	
konkave Rinde	298,0	299,0	300,0	301,5
konkaves Mark	305,0	311,5	311,0	310,0
konvexes Mark	305,0	313,7	311,7	310,0
konvexe Rinde	298,0	318,0	304,2	302,0

Zuwachslängen in Millimetern.

Gewebestreifen	horizontal gelegt		schief aufrecht
	frei horizontal	im Glasrohr	
konkave Rinde	1,0	2,0	3,5
konkaves Mark	6,5	6,0	5,0
konvexes Mark	8,0	6,0	5,0
konvexe Rinde	11,0	7,2	4,0

Die frei horizontal gelegten Stücke waren im 3. Viertel ihrer Länge (von hinten) in einem Bogen von 90° aufwärts gekrümmt; die aus den Glasröhren herausgezogenen schnellten ein wenig aufwärts und behielten eine schwache Krümmung.

6.

Staphylea pinnata.

6.—7. Juni 1870; Dauer 24 Stunden.

Die Sprossabschnitte bestanden aus je zwei Internodien und waren 220 mm lang gemacht. — Die Zahlen sind Mittel aus je zwei Exemplaren.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	horizontal gelegt		aufrecht
		frei horizontal	im Glasrohr	
konkave Rinde	217,5	219,5	220,8	221,5
konkaves Mark	236,2	236,8	238,5	245,0
konvexes Mark	236,2	240,7	240,2	238,0
konvexe Rinde	217,5	228,0	224,2	220,0

Zuwachslängen in Millimetern.

Gewebestreifen	horizontal gelegt		aufrecht
	frei horizontal	unter Sand	
konkave Rinde	2,0	3,3	4,0
konkaves Mark	0,6 (?)	2,3	8,8
konvexes Mark	4,5	4,0	1,8
konvexe Rinde	10,5	6,7	2,5 (?)

Die Krümmung der frei liegenden Stücke erfolgte im vorderen Viertheil ihrer Länge und war weniger als 90°; dies, der geringe Zuwachs und die Schwierigkeit der Trennung der Gewebestreifen bedingt einzelne Unsicherheiten der Messungsresultate (vergl. Tabelle rechts unten).

7.

Ambrosia trifida.

16.—17. Juni 1870; Dauer 20 Stunden.

Drei Sprossabschnitte von je 3—4 Internodien, 268 mm lang gemacht. Jede Zahl giebt die Länge des Gewebestreifens von nur einem Spross.

Längen der Gewebestreifen.

Gewebestreifen		frisch	horizontal	aufrecht	Zuwachs in Millim. horizontal	aufrecht
konkave Seite	Rinde	265	270	282	5	17
	Holz	265	272	283	7	18
	Mark	283	297	304	14	21
konvexe Seite	Mark	283	297	304	14	21
	Holz	265	283	283	18	18
	Rinde	265	285	282	20	17

Der horizontal gelegte Spross hatte sich im vorderen Drittel seiner Länge aufrecht gekrümmt.

8.

Helianthus argyrophylla.

20.—21. Juni 1871; Dauer 19 Stunden.

Die 237 mm lang geschnittenen Sprossabschnitte bestanden aus 3—4 Internodien; vor dem Versuch, d. h. bevor ihnen genannte Länge gegeben wurde, hatten die Sprosse eine Stunde im Wasser gelegen.

Die Zahlen sind Mittel aus je drei Exemplaren.

Längen der Gewebestreifen.

Gewebestreifen		frisch	horizontal im Glasrohr	aufrecht	Zuwachse horizontal im Rohr	aufrecht
konkave Seite	Rinde	235,2	238,8	244,7	3,6	9,5
	Mark	254,5	255,8	263,8	1,3	9,3
konvexe Seite	Mark	254,0	256,3	264,8	2,3	10,8
	Rinde	237,5	244,3	248,3	6,8	10,8

Die horizontal in den Glasröhren gelegenen Stücke krümmten sich bei dem Herausziehen aus denselben aufwärts; die aufrecht gestellten zeigten Nutationen nach verschiedener Richtung seitwärts.

9.

Ailanthus glandulosa.

22.—23. Juni 1870; Dauer 17 Stunden.

Von sehr kräftigen Wurzelschösslingen, die vorher eine halbe Stunde im Wasser gelegen hatten, wurden Stücke aus 4—5 Internodien bestehend in der Länge von 262 mm abgeschnitten.

Die Zahlen sind Mittel aus je drei Exemplaren.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch etwas gekrümmt	horizontal gelegt		schief aufrecht
		frei liegend	im Glasrohr	
konkave Rinde	258,7	264,0	266,0	268,3
konkaves Mark	275,7	284,7	283,0	284,7
konvexes Mark	276,2	289,3	284,0	285,7
konvexe Rinde	259,0	278,5	271,3	271,0

Zuwachslängen in Millimetern.

Gewebestreifen	horizontal gelegt		schief aufrecht
	frei horizontal	im Glasrohr	
konkave Rinde	5,3	8,3	9,6
konkaves Mark	9,0	7,3	9,0
konvexes Mark	13,1	7,8	9,5
konvexe Rinde	19,5	12,3	12,0

Die frei horizontal gelegten richteten sich in einem Bogen von circa 120° auf mit einem Krümmungsradius von circa 90 cm. — Die schief aufrechten und aus den Glasröhren hervorgezogenen waren sehr schwach gekrümmt.

10.

Inula Helenium.

29. Juni bis 1. Juli 1871; Dauer 48 Stunden.

Je 5—7 Internodien umfassende Stücke wurden 185 mm lang gemacht. Die Zahlen sind Mittel aus je zwei Exemplaren.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	horizontal gelegt		schief aufrecht
		frei liegend	im Glasrohr	
konkave Rinde	184,0	186,0	186,6	189,0
mittleres Mark	193,0	201,0	200,0	201,0
konvexe Rinde	184,0	197,0	196,5	191,0

Zuwachslängen in Millimetern.

Gewebestreifen	horizontal gelegt		schief aufrecht
	frei liegend	im Glasrohr	
konkave Rinde	2,0	2,5	5,0
mittleres Mark	8,0	7,0	8,0
konvexe Rinde	13,0	12,5	7,0

Die aus den Glasröhren genommenen Stücke krümmten sich fast ebenso stark wie die horizontal frei gelegenen, in einem Bogen von etwa 45°.

11.

Clematis recta.

14.—16. April 1871; Dauer 48 Stunden.

Je drei Internodien umfassende Stücke wurden 141 mm lang gemacht. Die Zahlen sind Mittel aus je drei Exemplaren.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	horizontal gelegt		schief aufrecht
		frei liegend	im Glasrohr	
konkave Rinde	139,7	141,2	141,9	143,4
konkaves Mark	142,9	148,4	147,8	149,8
konvexes Mark	142,9	150,0	149,1	150,2
konvexe Rinde	139,7	145,4	144,0	139,7

Zuwachslängen in Millimetern.

Gewebestreifen	horizontal gelegt		schief aufrecht
	frei liegend	im Glasrohr	
konkave Rinde	1,5	2,2	3,7
konkaves Mark	5,5	4,9	6,9
konvexes Mark	7,1	6,2	7,3
konvexe Rinde	5,7	4,3	4,8

Die frei horizontal gelegten Stücke bildeten am vorderen Drittel einen Bogen von 40°, bei circa 8 cm Krümmungsradius; die aus dem Rohr genommenen waren nur wenig, mit einem Radius von 14 cm gekrümmt.

12.

Scrophularia orientalis.

22.—24. April 1871; Dauer 46 Stunden.

Von sehr kräftigen Sprossen (eines Wurzelstockes) wurden Stücke von 3—4 Internodien 172 mm lang geschnitten.

Die Zahlen sind Mittel aus je drei Exemplaren.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

Gewebestreifen	frisch	horizontal gelegt	untere 60° schief aufrecht
konkave Rinde	170,5	172,7	174,2
konkaves Mark	176,6	183,8	184,1
konvexes Mark	176,3	185,7	186,2
konvexe Rinde	169,5	182,7	180,1

Zuwachslängen in Millimetern.

Gewebestreifen	horizontal	schief aufrecht
konkave Rinde	2,7	4,2
konkaves Mark	7,4	7,7
konvexes Mark	9,3	10,8
konvexe Rinde	12,7	10,1

Die horizontal gelegten hatten sich beinahe der ganzen Länge nach gekrümmt; Krümmungsradius ungefähr 11 cm, Bogen fast 90°; — die schief aufrechten vorwiegend im unteren Drittel gekrümmt mit ungefähr 15 cm Radius.

Aus den 12 Tabellen ist Folgendes zu entnehmen:

1. Bei der Aufwärtskrümmung eines frei horizontal gelegten Sprosses wächst von je zwei gleichnamigen Gewebestreifen immer der der unteren, konvexen Seite stärker, der der oberen, konkaven Seite schwächer als die gleichnamigen Gewebestreifen eines aufrechten Sprosses in derselben Zeit.

2. Die Längendifferenz zwischen oberer Rinde und oberem Mark wird in der horizontalen Lage grösser als die Längendifferenz zwischen der unteren Rinde und dem unteren Mark; es spricht sich dies bei Halbirung des gekrümmten Sprosses senkrecht zur Krümmungsebene darin aus, dass die konkave Hälfte noch mehr konkav, die konvexe Hälfte weniger konvex, gerade, oder selbst aufwärts konkav wird; durch das Wachsthum in horizontaler Lage wird also die Spannung der Gewebe auf der oberen, konkaven Seite verstärkt, auf der unteren, konvexen vermindert.

3. Wird ein horizontal gelegter Spross durch Bedeckung mit Sand und Belastung oder durch Einschliessung in eine Glasröhre an der Aufwärtskrümmung gehindert, so tritt bei Befreiung von dem Hinderniss sofort eine Aufwärtskrümmung ein, die aber viel schwächer ist als bei gleichen, frei horizontal gelegten Sprossen in derselben Zeit. — Die Differenzen im Längenwachsthum der einzelnen Gewebestreifen eines solchen Sprosses sind

der Art nach denen eines frei aufwärts gekrümmten gleich, der Quantität nach geringer, der geringeren Aufwärtskrümmung entsprechend. — Die Thatsache, dass ein horizontal gelegter und an der Aufwärtskrümmung gehinderter Spross bei der Befreiung von dem Hinderniss sofort emporschnellt, zeigt, dass auch in der erzwungenen graden Lage die Ursachen der Aufwärtskrümmung thätig sind; die Thatsache aber, dass die Krümmung eines solchen Sprosses viel geringer ist als bei einem horizontalen, der sich frei aufrichten kann, zeigt ferner, dass die Ursachen der Aufwärtskrümmung in einem unbeweglich gemachten Spross nicht zur vollen Geltung kommen; mit anderen Worten, die Beweglichkeit eines frei horizontal gelegten Sprosses ist eine der Ursachen, welche die Beschleunigung des Wachsthums auf der Unterseite und die Verminderung desselben auf der Oberseite begünstigen.

II. Versuche mit Grashalmen (Triticum, Dactylis glomerata, Glyceria spectabilis, Andropogon niger, Zea Mais). Die Internodien der Gräser verlängern sich intercalar an ihrer Basis über dem Diaphragma, welches die Hohlräume zweier über einander stehender Glieder trennt; diese Stelle des Stengels ist von einer ringförmigen, polsterartigen Aufschwellung der Basis der Blattscheide dicht umhüllt, diese allein bildet den äusserlich wahrnehmbaren Knoten. Oberhalb der Knoten eines aufrechten Halmes, soweit derselbe entfaltete Blätter besitzt, wachsen die Internodien sowie die Blattscheiden nicht mehr; steckt man ein Stück eines solchen Halmes frei horizontal schwebend in feuchten Sand innerhalb eines Zinkkastens, wo feuchte Luft und tiefe Finsterniss herrschen, so bleiben die Internodien und Blattscheiden grade, der Knoten aber bildet nach 2, 3, 4 Tagen ein scharfes Knie, so dass das freie Ende des Halmstückes emporgerichtet wird, meist unter einem spitzen Winkel mit dem Horizont, zuweilen vertikal. Die Krümmung vollzieht sich allein in der Querzone, welche äusserlich durch die Anschwellung der Scheidenbasis bezeichnet ist. Vergleicht man einen solchen gekrümmten Knoten mit einem gleich alten nicht gekrümmten, so nimmt man ohne Weiteres wahr, dass die konvexe untere Seite desselben viel stärker gewachsen, verlängert ist, als der aufrecht gebliebene Knoten, nicht selten 3—5 mal so stark. Hatte man das Halmstück so lange horizontal stecken lassen, bis die Aufkrümmung sich nicht weiter verstärkte, und dreht es dann um, so dass die konkave Seite abwärts liegt, dann wächst in den nächsten Tage auch diese stärker und zwar so lange, bis der Knoten oben und unten gleich lang, das Halmstück also gerade ist; der Knoten ist nun ringsum so lang, wie am Ende des ersten Versuchs die Unterseite, also viel länger als ein aufrecht gebliebener Knoten. Es zeigt dies auch, dass das verstärkte Wachsthum der Unterseite des Knotens eine Grenze hat; denn hatte man das Halmstück in der ersten Lage so lange belassen, bis keine weitere Verstärkung der Krümmung eintrat, so krümmt er sich in der zweiten Lage

nicht mehr aufwärts, sondern er wird nur gerade, das Längenwachsthum ist damit erschöpft.

Besichtigt man die Ober- und Unterseite eines stark gekrümmten Knotens mit blossem Auge oder mit der Lupe, so bemerkt man, dass die konvexe Seite des ringförmigen Scheidenpolsters glatt, glänzend, durchscheinend ist; dagegen erscheint die konkave Oberseite dunkel, opak, rauh; letzteres rührt von sehr feinen Querfalten her, welche auf dem Längsschnitt unter dem Mikroskop deutlich und zahlreich hervortreten; sie werden nicht bloss von der Epidermis, sondern auch dem unterliegenden Parenchym gebildet. Ist die Oberfläche des Knotenpolsters, wie bei Andropogon niger, behaart, so bemerkt man die Haare auf der konvexen, verlängerten Seite weit aus einander gerückt, auf der kurzen konkaven Seite dicht zusammengedrängt.

Ausser der Querfältelung zeigt die Oberseite gekrümmter Grasknoten gewöhnlich noch eine querliegende Einknickung, bald in der Mitte, bald am Rand des Knotens. Beide Erscheinungen führen zu dem Schluss, dass die Oberseite bei der Aufwärtskrümmung passiv zusammengedrückt wird, als ob man das Halmstück an beiden Enden gefasst hätte und es in der Querzone des Knotens krümmen und knicken wollte. Dieses Verhalten sowohl wie auch die augenscheinliche sehr geringe Länge des gekrümmten Knotens auf der Oberseite brachten mich auf den Gedanken, es könne mit dem starken Wachsthum der Unterseite geradezu eine Verkürzung der Oberseite verbunden sein, eine Vermuthung, die sich vollkommen zu bestätigen scheint, obgleich die hier möglichen Messungen nach Massgabe des Objekts nicht sehr genau sein können. Zur Messung der Knotenflächen verwendete ich einen schmalen Papierstreifen, an dessen Rand eine Millimetertheilung mit Bleistift angebracht war; die Knoten verschiedener Halmstücke wurden nun unmittelbar nach dem Abschneiden damit auf zwei gegenüber liegenden Seiten gemessen, indem das Papier dicht aufgelegt wurde; die Längen aufgeschrieben und dann das Halmstück mit der einen gemessenen Seite horizontal nach unten, mit der andern also nach oben gelegt. Als nach einigen Tagen die Krümmung bedeutend geworden war, wurde die Ober- und Unterseite wieder mit dem Papierstreifen gemessen und Sorge getragen, dass dieser sich überall der konkaven Seite anschmiegte. Da die Grenze des Knotens oben und unten (bezüglich der vertikalen Pflanze) nicht immer scharf ist, so wurde sie anfangs durch einen feinen Tuschestrich markirt. Bei diesem Verfahren findet man in der That eine Verkürzung der Oberseite an dem gekrümmten Knoten, die so bedeutend ist, dass ich sie trotz der unvollkommenen Messungsmethode doch nicht für einen Irrthum halten kann. Diese Versuche wurden mit Halmstücken von dünnstengeligem Cinquantinomais und von dickstämmigem Pferdezahnmais gemacht; die Pflanzen waren etwa 1—1,5 m hoch, die männlichen Blüthen soeben oder noch nicht zum

Vorschein gekommen. Der kleinere Durchmesser des (im Querschnitt elliptischen) Knotens, der bei der horizontalen Lage aufrecht stand, betrug bei der dünnstämmigen Varietät 10—12 mm, bei der anderen 26—30 mm.

Cinquantinomais.

Halmstücke mit einem Knoten in der Mitte; vom 21.—27. Juli 1871 in feuchtem finstern Raum horizontal in Sand gesteckt.

	Länge des Knotens vor der Krümmung.	nach
No. I.		
Oberseite	4,3 mm	2,5 mm
Unterseite	4,1 „	9,9 „
No. II.		
Oberseite	4,0 „	3,0 „
Unterseite	5,0 „	11,0 „
No. III.		
Oberseite	5,0 „	4,5 „
Unterseite	5,0 „	12,5 „

Pferdezahnmais (ebenso behandelt).

No. IV.		
Oberseite	3,6 „	3,0 „
Unterseite	4,0 „	16,0 „
No. V.		
Oberseite	4,0 „	3,5 „
Unterseite	4,0 „	20,0 „
No. VI.		
Oberseite	3,7 „	3,7 „
Unterseite	3,0 „	14,0 „

Die mikroskopische Untersuchung radialer Längsschnitte von gekrümmten Grasknoten lässt auch ohne Messung sofort erkennen, dass die Zellen der Unterseite beträchtlich in die Länge gewachsen sind: die Parenchymzellen zwischen den Strängen, sowie die Epidermiszellen sind in Richtung der Längsachse verlängert, hyalin, reich an Zellsaft, relativ arm an Protoplasma und Körnchen; die der Oberseite sind dagegen querliegende Tafeln, deren Längsdurchmesser viel kürzer ist als der radiale; der enge Zellraum ist mit Protoplasma und körniger, opaker Substanz erfüllt; diese kleinen Zellen der Oberseite verhalten sich also zu den grossen der Unterseite wie junge, nicht ausgewachsene Zellen zu alten vollkommen entwickelten. Zelltheilungen finden im Gewebe der stark wachsenden Unterseite nicht statt. — Mittels eines Hartnak'schen Okularmikrometers habe ich ziemlich zahl-

reiche Messungen ausgeführt; da die Schnitte jedoch in reinem Wasser sich wellig biegen, musste Kali und Glycerin zugesetzt werden; diese Reagentien verändern jedoch das Volumen und die Form der Zellen nicht unbeträchtlich, und so kommt es, dass das Längenverhältniss der Zellen, auf diese Art gemessen, etwas kleiner ausfällt, als den Dimensionen der Ober- und Unterseite entspricht; dazu kommt, dass nicht die Epidermiszellen, sondern, der grösseren Deutlichkeit wegen die dritte oder vierte Schicht des Parenchyms gemessen wurde, deren Längendifferenz auf Ober- und Unterseite selbstverständlich etwas kleiner ist, als die der beiden Epidermisstreifen. So fand ich das Längenverhältniss der Zellen bei Andropogon niger (6 Tage horizontal gelegen, Aufkrümmung vollendet) wie 1 : 7, das der Polsterseiten selbst wie 1 : 10; — bei den oben genannten Maisstücken:

	Längenverhältniss der Zellen	der Polsterseiten
bei No. I.	1 : 3,3	1 : 3,6
„ No. II.	1 : 2,3	1 : 3,7
„ No. III.	1 : 2,9	1 : 2,8
„ No. IV.	1 : 4,7	1 : 5,3

Wie die Parenchymzellen des Knotenpolsters bleiben auch die langen Prosenchymzellen der es durchlaufenden Stränge in hohem Grade wachsthumsfähig, während sie da, wo sie aus dem Knoten in die dünne Lamelle der Scheide übergehen, fertig ausgebildet sind; Messungen an diesen Zellen sind wegen ihrer prosenchymatischen Anordnung kaum möglich, ihr jugendlicher Zustand giebt sich aber an der Weichheit ihrer Wandungen zu erkennen; sie bleiben, mit Kali behandelt, farblos, oberhalb des Knotens im dünnen Theil der Blattscheide nehmen die Wände desselben Stranges mit Kali eine intensiv gelbe Färbung an; diese sind verholzt, jene nicht.

Lässt man gekrümmte Halmstücke in absolutem Alkohol Tage lang liegen, so verschwindet die Krümmung des Polsters, die Längendifferenz der Ober- und Unterseite, nicht; zuweilen wird der Winkel, den die beiden Internodien am gekrümmten Knoten bilden, ein wenig stumpfer, zuweilen auch nicht; es zeigt dies, dass das beträchtliche Flächenwachsthum der Zellwände nicht bloss durch Wassereinlagerung, sondern auch durch Einlagerung fester Substanz bewirkt wird.

Würzburg im Juni 1871.

Zusatz 1892.

Die Feststellung der Thatsache, dass die konkave Oberseite eines geotropisch aufwärts gekrümmten Grasknotens sich verkürzt, ist nicht nur an sich von Werth für die Theorie des Geotropismus, sondern auch von historischer Bedeutung, insofern, als bis dahin die Meinung herrschte, dass Verkürzungen der Gewebeschichten bei Krümmungen der Organe überhaupt nicht vorkommen. — Ich habe später dieselbe Verkürzung bei der geotropischen Aufwärtskrümmung langer Internodien konstatirt (vergl. die Tafeln zu dem 4. Heft des III. Bandes der „Arbeiten des botan. Instituts“ 1888): de Vries hat dann in meinem Laboratorium die Verkürzung der konkaven Seite bei dem Winden der Ranken um eine Stütze festgestellt (Arb. des bot. Instit. Bd. I, p. 302, 1874). Dass bei der Reizkrümmung der Bewegungsorgane der Mimosen die konkav werdende Seite kürzer wird, wurde ebenfalls festgestellt.

XXXV.

Ueber Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel.[1])

1873.

(Aus: Flora, Regensburg 1874, No. 21.

Vergl. Abhandlung XXXI.

In dem vor Kurzem erschienenen 3. Heft der „Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg" habe ich meine Untersuchungen über das Längenwachsthum und die Abwärtskrümmung der Hauptwurzeln veröffentlicht. Den Lesern dieser Abhandlung wird es, wie ich glaube, nicht unwillkommen sein, wenn ich hier die wichtigeren der von mir bis jetzt gewonnenen Ergebnisse über die Aufwärtskrümmung normal aufrecht wachsender Stengel zusammenstelle, um so die Verschiedenheit und Aehnlichkeit im Geotropismus beider Arten von Organen hervortreten zu lassen.

Des besseren Verständnisses wegen glaube ich jedoch einige Angaben über die Vertheilung des Längenwachsthums in den verschiedenen alten Regionen des Stengels vorausschicken zu sollen.

Indem ich wegen der Untersuchungsmethode und der Litteraturbearbeitung auf eine später zu publizirende ausführliche Abhandlung über dieses Thema verweise, begnüge ich mich hier damit, die gewonnenen Resultate in gedrängter Form auszusprechen. Die der folgenden Darstellung zu Grunde

[1]) Die hier folgende kleine Abhandlung ist ein sehr gedrängtes Referat von sehr ausführlichen, mehrjährigen Untersuchungen, die sich denen über das Wachsthum und den Geotropismus der Wurzeln (Abhandlung XXXI und XXXII) eng anschliessen. Eine genaue Vergleichung des dort über den Geotropismus Gesagten zeigt, dass die Abwärtskrümmung der Wurzeln in allen wesentlichen Punkten der Aufwärtskrümmung der orthotropen Stengel gleicht, nur ist der positive Geotropismus der Wurzeln dem negativen der Stengel entgegengesetzt, während es bis dahin streitig war, ob die positiv geotropische Krümmung der Wurzeln nicht eine qualitiv ganz andere Erscheinung sei, als der negative Geotropismus der Stengel u. s. w. Zusatz 1892.

liegenden Ansichten findet man in der 3. Aufl. meines Lehrbuches der Botan. (1873 p. 677—762) sowie im 3. Heft der „Arbeiten" auseinandergesetzt. (In der vorliegenden Sammlung Abh. XXXI und XXXII.)

Meine Beobachtungen wurden vorwiegend an dicken steifen und langen Internodien solcher Blüthenstengel gemacht, die in kurzer Zeit beträchtliche Höhen erreichen, und durch glatte Oberfläche die Auftragung von Marken mit Tusche und genaue Messung der markirten Stücke erlauben. Die Messungen, besonders auch an der konkaven und konvexen Seite gekrümmter Sprosse wurden mit auf steifes Papier gedruckten Millimetertheilungen ausgeführt; die Messungsfehler betragen, wenn die gemessene Strecke 1—2 cm lang ist, ungefähr 1—2 Zehntelmillimeter, wenn sie 100 bis 200 mm lang ist, etwas mehr; was für die hier zu konstatirenden Thatsachen hinreichend genau ist.

I. Vertheilung des Längenwachsthums am aufrechten Spross.

1. Lage der wachsenden Region. Anfangs ist das ganze Internodium, sowie der ganze aus einigen Internodien bestehende Spross in Verlängerung begriffen. Später hört das Wachsen an der Basis des mehrgliedrigen Stengels auf und nur eine gewisse Zahl von Internodien[1]) am Gipfel bildet die wachsende Region des Stengels. Betrachtet man einzelne Internodien, so kann die später fortwachsende Region entweder dem Gipfel oder der Basis näher liegen; jenes (das Gipfelwachsthum) ist der gewöhnliche, dieses (das Basalwachsthum) ein seltener Fall; merkwürdiger Weise können homologe Internodien nahe verwandter Pflanzen in dieser Richtung verschieden sein: so findet bei den Blüthenschäften von Allium atropurpureum Gipfelwachsthum, bei denen von Allium Porrum und A. Cepa Basalwachsthum statt.

2. Die Länge der wachsenden Region zu der Zeit, wo bereits ausgewachsene Theile vorhanden sind, ist zu einer gewissen Zeit am grössten und nimmt dann, wenn sich der Stengel oder das Internodium seiner definitiven Länge nähert, ab, um endlich auf Null zu sinken.

In jener mittleren Zeit, wo die Länge der wachsenden Region sehr beträchtlich ist, fand ich z. B.

bei:	Länge der wachsenden Region unter der Knospe.	
Fritillaria imperialis	7—9 cm	innerhalb eines Internodiums (des Schaftes)
Allium Porrum	circa 40 „	
Allium Cepa	30 „	
Allium atropurpureum	50 „	

[1]) Der Markirung und Messung wegen sind nur die unterhalb der Gipfelknospe sichtbaren Internodien in Betracht gezogen.

bei:	Länge der wachsenden Region unter der Knospe.	
Cephalaria procera	35 cm	(3 Internodien)
Polygonum Sieboldi	15 „	(4—5 Internodien)
Asparagus asper	20 „	(viele Internodien)
Valeriana Phu	25 „	(4 Internodien)
Dipsacus Fullonum	40 „	(3—4 Internodien).

3. Partialzuwachse (vgl. „Arbeiten“ Heft III, p. 419 ff)[1]) Markirt man auf einem Stengel von mittlerem Alter gleiche Stücke von je 1—5 cm Länge, so zeigt sich nach einiger Zeit, dass dieselben sich ungleich verlängert haben; die Zuwachse der einzelnen Querzonen (die Partialzuwachse) unter sich verglichen, nehmen von der Knospe (oder bei basalem Wachsthum von der Basis) aus rasch zu, erreichen ein Maximum und sinken dann langsam, um an der Grenze der älteren, ausgewachsenen Region gleich Null zu werden.

In dieser Beziehung verhalten sich vielgliedrige Stengel ohne starke Knotenbildung (wie Asparagus) ähnlich wie einzelne lange Internodien (z. B. der Allium-Arten). Ist dagegen der Stengel scharf gegliedert, so zeigt jedes Internodium seine eigene Kurve von Partialzuwachsen, welche dann vom unteren Knoten aus nach oben hin zunehmen, an einer Stelle ein Maximum erreichen und bis zum oberen Knoten wieder abnehmen. Die Stelle des Maximums in einzelnen Internodien kann zu einer Zeit in der Mitte liegen, um später weiter hinaufzurücken, bis endlich das Wachsthum von unten her erlischt um noch unter dem oberen Knoten fortzudauern, um zuletzt auch dort aufzuhören (z. B. Schaft von Fritillaria imp., die 4—5 Internodien unter der Knospe von Polygonum cuspidatum). Die einzelnen Zuwachse der durch deutliche Knoten getrennten Internodien bilden zusammen eine grössere Kurve, welche alle wachsenden Internodien umfasst, an den Knoten Einschnürungen, unterhalb derselben aber Ausbuchtungen zeigt.

4. Vergleicht man die Zuwachse, welche dieselbe Querzone in gleichen aufeinanderfolgenden Zeiten erfährt (nach Reduktion der successiven Zuwachse auf gleiche successive Anfangslängen), so zeigt sich, dass dieselben anfangs rasch zunehmen, ein Maximum erreichen und dann langsam bis auf Null sinken („grosse Periode“ des Partialzuwachses).

II. Aufwärtskrümmung.

A. Sie ist Folge veränderten Wachsthums.

5. Theile eines Sprosses, welche aufgehört haben in die Länge zu wachsen und denen die Fähigkeit fehlt, bei veränderter Lage ein neues

[1]) In der vorliegenden Sammlung die Abhandlung XXXI, p. 808.

Wachsthum zu beginnen (eine Fähigkeit, welche z. B. die Grasknoten besitzen), krümmen sich nicht aufwärts, wenn sie horizontal oder schief gelegt werden.

6. An der Aufwärtskrümmung betheiligen sich (wie bei der Wurzel) alle im Wachsen begriffenen Theile eines horizontal oder schief gelegten Stengels und zwar in mehr oder minder hohem Grade, je nach Massgabe ihrer Wachsthumsgeschwindigkeit, Dicke, Ablenkung von der Vertikalen und anderer Umstände (vergl. B.).

7. Die Krümmung ist Folge einer durch die abnorme Stellung des Sprosses hervorgerufenen Aenderung seines Längenwachsthums, die darin besteht, dass die Verlängerung nach der Unterseite hin eine Beschleunigung, nach der Oberseite hin eine Verlangsamung erfährt im Vergleich mit dem Wachsthum im aufrechten Stand (geotropische Reizwirkung).

8. Bei rasch wachsenden Theilen eines sich aufwärts krümmenden Sprosses zeigt auch die konkave Oberseite eine Verlängerung; langsam wachsende ältere Theile dagegen, zeigen häufig gar keinen Zuwachs auf der Oberseite, und wenn sie sich stark krümmen, verkürzt sich diese sogar ein wenig. Diese Verkürzung beträgt meist weniger als 1 Proz.; sie findet auch bei vollkommen turgescenten und eingewurzelten Sprossen statt. Zuweilen tritt sie schon nach einigen Stunden mit beginnender Krümmung auf oder die Verkürzung findet sich erst später mit zunehmender Krümmung ein, selbst dann, wenn anfänglich eine geringe Verlängerung der Oberseite vorausgegangen ist. Während dieser Verkürzung der Oberseite, oder während dieselbe sich nicht verlängert, wächst die Unterseite beträchtlich und rascher als im aufrechten Stand. (Tafeln im III. Bd. der „Arbeiten".)

9. Wird ein Spross, nachdem er einige Zeit ($^1/_2$—2 Stunden) horizontal gelegen hat und die ersten Spuren der Aufwärtskrümmung sich zeigen, nunmehr aufgerichtet, oder so umgelegt, dass die Ebene der beginnenden Krümmung selbst horizontal zu liegen kommt, so steigert sich die Krümmung im Sinne der ursprünglichen Lage, es findet eine Nachwirkung der eingeleiteten geotropischen Reizung statt und diese Nachwirkung kann 1—3 Stunden dauern und sehr beträchtliche Krümmungen veranlassen, die nun im zweiten genannten Fall in horizontaler Ebene stattfinden, während gleichzeitig eine Hebung des freien Gipfels die unmittelbare Einwirkung des Geotropismus in der neuen Lage erkennen lässt. — Auch bei Sprossen, welche nach längerer Zeit eine beträchtliche Aufwärtskrümmung in der gewöhnlichen Art erfahren hatten, dann aber mit ihrer Krümmungsebene horizontal gelegt worden sind, tritt die Nachwirkung ein.

B. Form der Krümmung.

10. Die Beobachtung sowohl, wie die theoretische Erwägung zeigt, dass die Krümmung (seltene Ausnahmen abgerechnet) nicht die Form eines Kreis-

bogens hat und nicht haben kann, dass vielmehr an einer Stelle eine stärkste Krümmung (mit kleinstem Radius) entsteht, von wo aus dieselbe nach hinten und vorn abnimmt (indem die Krümmungsradien wachsen).

Ebenso ergiebt sich, dass die Form der Krümmung sich von Beginn des Vorgangs bis zu seiner Beendigung immerfort ändert, das Krümmungsmaximum auf Theile übergeht, die vorher noch gar nicht oder nur wenig gekrümmt waren, während vorher stark gekrümmte Theile später gerade werden.

Zur Erläuterung dieser Angabe dienen folgende Sätze, wobei wir der Einfachheit wegen, mit Ausschluss anderer möglicher Fälle, immer annehmen, dass der horizontal gelegte Spross eingewurzelt oder mit seinem nicht mehr wachsenden Basalstück (welches Wasser aufnimmt) befestigt ist, während der Gipfel sich frei bewegen kann. Zur leichteren Verständigung denken wir uns ferner die ganze wachsende, also an der Aufwärtskrümmung sich betheiligende Region, in drei Abtheilungen gesondert, ein Gipfelstück, ein Mittelstück und ein Basalstück, deren Längen wir als ungefähr gleich annehmen wollen.

11. Da die Krümmungsform der ganzen gekrümmten Region durch die Krümmungsgrade der einzelnen Querzonen gegeben ist, so kommt es darauf an, zu wissen, wovon die Krümmung einer einzelnen Querzone abhängt; folgende Umstände bestimmen dieselbe:

a) Die Wachsthumsgeschwindigkeit.
b) Die Dicke.
c) Die Ablenkung von der Vertikalrichtung.
d) Die Zeitdauer, während welcher eine Querzone sich in einer bestimmten Ablenkung von der Vertikalen befindet.
e) Die Nachwirkung.
f) Die Biegungsfestigkeit und Elasticität.

Sind alle anderen Umstände gleich, so ist in gegebener kürzerer Zeit die Krümmung um so stärker, je rascher das Längenwachsthum und je mehr die Ablenkung sich der horizontalen Lage nähert; dagegen wirkt der Geotropismus um so langsamer je dicker die sich krümmende Region ist. Ferner nimmt die Krümmung zu, d. h. der Krümmungsradius wird kleiner, je länger die sich krümmende Region unter einem bestimmten Winkel von der Vertikalen abgelenkt ist, und je längere Zeit diese Ablenkung der horizontalen Lage nahe bleibt. Ausserdem strebt jede Querzone nach dem unter 9. Gesagten sich stärker zu krümmen, als eigentlich ihrer Ablenkung und der Dauer derselben entspricht, d. h. jede Querzone, welche während gewisser Zeit die Einwirkung des Geotropismus erfahren hat, erfährt in Folge der genannten Nachwirkung eine nachträgliche Krümmung, durch welche sie über das Maass derjenigen Krümmung hinausgeführt wird, die sie nach Mass-

1) Vergl. diese Abhandlungen p. 813 ff. betreffs der Wurzeln.

gabe der übrigen Umstände eigentlich erfahren sollte. — Was endlich die Mitwirkung der Biegungsfestigkeit und Elasticität betrifft, so leuchtet ein, dass an einem horizontal gelegten Spross vermöge seiner Biegsamkeit jede Querzone um so mehr eine Abwärtskrümmung, die also der geotropischen Aufrichtung entgegenwirkt, erfahren muss, eine je grössere Last an ihrem Vorderende sie zu tragen hat, je weiter sie also vom freien Gipfel rückwärts liegt; dabei kommt aber in Betracht, dass die Biegsamkeit mit dem Alter sich ändert, und dass sie mit zunehmender Dicke abnimmt.

12. Wäre daher die wachsende Region eines horizontal gelegten Internodiums oder Stengels überall gleich dick, die Wachsthumsgeschwindigkeit aller Querzonen dieselbe und die Biegsamkeit so gering, dass sie ausser Acht gelassen werden kann (wie bei kurzen und dicken Stengelstücken), so müsste die Krümmung bei ihrem ersten Auftreten die Form eines sehr flachen Kreisbogens haben. Von diesen Bedingungen ist jedoch eine, die gleiche Wachsthumsgeschwindigkeit aller Querzonen, niemals erfüllt und da die Region des raschesten Zuwachses sich auch am raschesten krümmt, so kann auch unter den genannten Bedingungen die Krümmung schon anfangs kein Kreisbogen sein.

Setzen wir nun den gewöhnlichen Fall, der Spross habe Gipfelwachsthum (vgl. unter 1), er sei konisch von der Basis nach dem Gipfel hin verjüngt, so wird nach der Horizontallegung die Krümmung zuerst am Gipfelstück sichtbar, weil dieses am raschesten wächst, am dünnsten ist und von der geringsten Last abwärts gezogen wird; erst später bemerkt man eine flachere Krümmung auch am Mittelstück, noch später eine noch flachere am Basalstück der wachsenden Region, weil die Wachsthumsgeschwindigkeit nach hinten ab, die Dicke aber zunimmt und die zu hebende Last für jeden weiter rückwärts liegenden Theil sich mehrt. — In Folge der dauernden Einwirkung der Schwere sowohl als auch in Folge der Nachwirkung nimmt nun die Krümmung rasch zu, aber rascher am Gipfelstück als im Mittelstück.

In Folge dieser Vorgänge wird zuerst das Gipfelstück, dann auch das Mittelstück immer steiler aufgerichtet, die Ablenkung von der Vertikalen wird immer geringer, je weiter gipfelwärts liegende Theile des gekrümmten Sprosses man nun betrachtet; eine Tangente am Gipfelstück fällt z. B. mit der Vertikalen beinahe zusammen, während eine solche im Mittelpunkt des Mittelstückes etwa um 45^0 geneigt ist und die Tangente an der Mitte des Basalstückes vielleicht nur um $5—10^0$ von der Horizontalen abweicht. Demnach wird jetzt die Gipfelregion von der Einwirkung der Schwere nicht mehr oder nur unmerklich affizirt, während das Mittelstück noch fortfährt, sich kräftig zu krümmen, da es noch ziemlich schnell wächst und in ziemlich günstiger Lage für die Krümmung sich befindet; das Basalstück wächst zwar am langsamsten, es befindet sich aber in einer für die Krümmung sehr günstigen Lage. Durch diese am Mittel- und Basalstück immer fortschreitende Krümm-

ung wird nun aber das bereits ganz aufgerichtete Gipfelstück sogar auch rückwärts übergeneigt und dies wird noch durch die geotropische Nachwirkung verstärkt. Diese Form der Krümmung gewinnen dünne und sehr rasch wachsende Stengel in 3—5 Stunden, dickere in 12—15 Stunden, sehr dicke in 24—30 Stunden [1]).

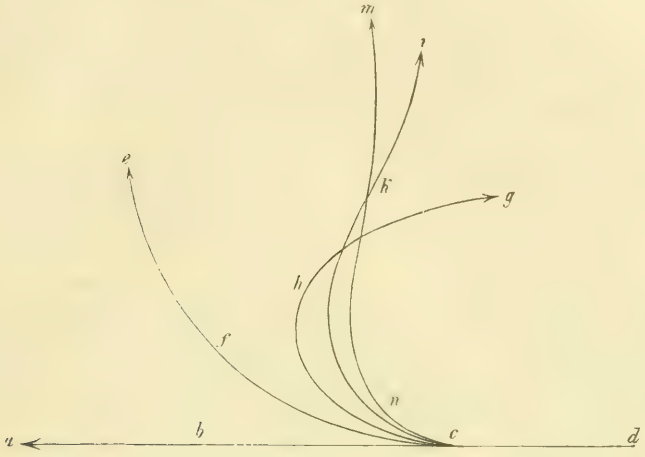


Fig. 85 (aus meinen „Vorlesungen" II. Aufl., p. 724).
Schematische Darstellung der Formänderungen eines horizontal gelegten Sprosses *abcd* bei der geotropischen Aufwärtskrümmung; der Spross erhebt sich zuerst wie in *efcd* — krümmt sich dann rückwärts wie *ghcd* — sodann richtet er sich auf wie in *ikcd* und in *mncd* um endlich aufrecht gerade zu werden. Grosse, genau nach der Natur aufgenommene Bilder geotropischer Krümmungen habe ich dem III. Bande der „Arbeiten" beigegeben. Zusatz 1892.

Nach Erreichung dieses Zustandes beginnt nun eine auffallende Veränderung der Krümmungsform. Während nämlich das aufgerichtete oder gar rückgekrümmte Gipfelstück nun wieder gerade wird, indem es auf seiner kon-

[1]) Diese während der geotropischen Aufrichtung eintretende rückwärts gerichtete Ueberneigung des Gipfeltheils fand ich besonders stark, so zwar, dass der Letztere selbst fast horizontal nach der Basis hinneigte, bei im Topf erwachsenen und sammt diesem horizontal gelegten Blüthenstengeln von Lychnis Githago. Der solchergestalt rückwärts übergelegte Gipfeltheil unterliegt nun seinerseits wieder der geotropischen Einwirkung, so dass er die Form eines S annimmt. Diese S-Form wird nach und nach immer gestreckter bis der Gipfeltheil völlig gerade hinaufragt. Der Verlauf dieser Formänderungen ist ähnlich, wie wenn man dem horizontal gelegten Stengel von unten her einen kräftigen Stoss ertheilt hätte, so dass er aufwärts hin und her schwingt, um endlich aufgerichtet zur Ruhe zu kommen. Diese merkwürdige Bewegung verläuft bei Lychnis Githago so rasch und energisch, dass ich sie im Kolleg demonstriren konnte. Sie war es vorwiegend, die mich zuerst auf den Gedanken brachte, dass die geotropische Krümmung eine Reizerscheinung ist. Vergl. die hier beistehende Figur 85. Zusatz 1892.

kaven Seite stärker wächst, fährt das Basalstück, vermöge seiner noch immer fast horizontalen Lage fort, sich langsam aufwärts zu krümmen, wodurch nun auch das Mittelstück neben seiner eigenen aktiven Krümmung eine passive Aufrichtung erfährt; es kommt so in dieselbe für seinen Geotropismus ungünstige Lage, wie vorher das Gipfelstück: es beginnt wie dieses, sich gerade zu strecken (wenigstens in seinem vordern Theil) und endlich kommt es dahin, dass die ganze vordere Partie der wachsenden Region (Gipfel und Mittelstück) gerade aufwärts steht, während die ausgewachsene Region hinter dem Basalstück noch horizontal liegt; beide sind nun durch das sehr stark gekrümmte Basalstück der wachsenden Region mit einander verbunden.

Es zeigt sich also, dass anfangs die stärkste Krümmung im dünnen rasch wachsenden Gipfelstück, später im langsamer wachsenden und dickeren Mittelstück, zuletzt in dem dicksten und am langsamsten wachsenden Basalstück liegt (vergl. p. 844 betreffs der Wurzeln).

Betrachten wir dagegen einen Schaft von Allium Cepa oder A. Porrum mit basalem Wachsthum, so tritt anfangs nach der Horizontallegung die stärkste Krümmung in der Gegend des stärksten Zuwachses der Basalregion ein; das ausgewachsene Gipfelstück bleibt gerade und wird passiv emporgerichtet. Die Krümmung des Basalstückes erfolgt aber langsam, weil es sehr dick ist und weil es die ganze überhängende Last der vorderen Region zu tragen hat. Das ausgewachsene Gipfelstück kann auch in diesem Fall eine Ueberneigung nach rückwärts erfahren, weil hinter der Region der stärksten Krümmung im Basalstücke andere Querzonen liegen, die sich langsam nachkrümmen und den ganzen vor ihnen liegenden Schaft passiv weiter stossen.

Bringt man einen konisch verjüngten Spross mit Gipfelwachsthum in eine solche Lage, dass der Gipfel abwärts gekehrt und von der Vertikalen nur wenig abgelenkt ist, so befinden sich anfangs alle Theile in einer für den Geotropismus sehr ungünstigen Lage, da die Schwere unter sehr spitzem Winkel die Sprossachse schneidet. Die bis zum ersten Merklichwerden der Krümmung verlaufende Zeit muss daher grösser sein als bei demselben Spross in horizontaler Lage. Doch ist zu beachten, dass wenn nun die Krümmung fortschreitet, die davon betroffenen Theile zunächst in eine immer günstigere Lage für den Geotropismus kommen, da sie sich mehr und mehr der Horizontale nähern; die Einwirkung der Schwere wird sich also mit zunehmender Krümmung steigern. Endlich kommt das Gipfelstück in horizontale Lage, es beginnt sich aufzurichten, durch die Nachwirkung in ihm selbst und durch die Krümmung des Mittel- und Basalstückes kann es sogar rückwärts übergeneigt werden; endlich richtet er sich gerade aufwärts; ein mittleres Stück zeigt endlich die stärkste Krümmung, während das Basalstück in diesem Falle nur wenig gekrümmt bleibt, da sein Wachsthum erlischt, bevor es bei seiner ungünstigen Lage zu einer starken Krümmung kommt (vergl. p. 848).

C. Wachsthum und Krümmung ohne Wasseraufnahme.

13. Stellt man abgeschnittene Sprosse, die aus einem wachsenden und einem ausgewachsenen Stück bestehen senkrecht (den Gipfel oben) in einen ganz trockenen Glascylinder, der dann verschlossen wird, um allzustarke Verdunstung zu verhüten, so wachsen sie auch ohne Wasseraufnahme noch längere Zeit fort[1]), ja sie verlieren dabei einen Theil ihres Wassers durch Verdunstung in dem geschlossenen Raum. Man könnte hier annehmen, dass das zur Verlängerung der wachsenden Region nöthige Wasser aus der sich nicht mehr verlängernden Region entnommen werde. Schneidet man jedoch nur die wachsende Region allein ab, entfernt man auch die Knospe und trägt man einige Marken auf, so überzeugt man sich, dass alle Theile eines solchen Stückes ohne Wasseraufnahme wachsen; allerdings ist die Verlängerung geringer, als sonst, sie ist aber deutlich vorhanden.

14. Werden abgeschnittene Sprosse, die ausser der wachsenden Region auch ein älteres Stück besitzen, in einem Raum, der sie vor zu starker Verdunstung schützt, horizontal gelegt, so erfolgt in der wachsenden Region eine Krümmung, die mit völliger Aufrichtung des Gipfels endigen kann. In diesem Fall könnte das zum stärkeren Wachsthum der Unterseite nöthige Wasser aus den hinteren ausgewachsenen Theilen entnommen sei. Schneidet man jedoch nur ein Stück der wachsenden Region aus dem Spross heraus, oder nur ein einzelnes Internodium, so erfolgt dennoch Aufwärtskrümmung und zwar im ganzen Stück; dabei zeigt sich 1. Gewichtsabnahme der Pflanzentheile durch Wasserverlust in dem nicht ganz mit Dampf gesättigten Raum; 2. eine der Aufwärtskrümmung entsprechende Verlängerung der konvexen Unterseite; 3. die konkave Oberseite ist sehr wenig oder gar nicht gewachsen, oder was häufiger geschieht, sie ist sogar ein wenig verkürzt.

D. Krümmung gespaltener Sprosse.

15. Wird die wachsende Region eines Sprosses durch Spaltung symmetrisch halbirt, so dass die Hälften hinten durch ein ausgewachsenes Stück noch vereinigt bleiben, so krümmen sich diese vermöge der Gewebespannung konkav auswärts. Werden nun in diesem gekrümmten Zustand die beiden konkaven Epidermisseiten sowohl, wie die beiden konvexen Schnittflächen des Markes gemessen (vgl. diese Abhandlungen p. 935); wird dann endlich der Spross so gelegt, dass die eine Längshälfte ihre Epidermis nach unten, die andere nach oben kehrt, während die Schnittflächen des Markes (gerade gedacht) horizontal liegen, so wirkt der Geotropismus auf jede Hälfte ge-

[1]) Es ist jedoch zu beachten, dass manche Sprosse, wie die von Fritillaria imp. in ihrem Wachsthum sehr gestört werden, wenn man ihnen den Gipfel abschneidet und fast gar nicht mehr wachsen, wenn sie an der Basis abgeschnitten werden; dem entsprechend ist dann auch die Krümmung solcher Sprosse äusserst gering oder Null.

sondert ein: in der oberen Sprosshälfte wird das Wachsthum des unten liegenden Markes beschleunigt, das der oben liegenden Rinde verlangsamt oder diese sogar verkürzt, bei der unteren Sprosshälfte dagegen wird das Wachsthum des oben liegenden Markes verlangsamt, das der unten liegenden Rinde gesteigert. So waren z. B. bei Sylphium connatum die Zuwachse in 23 Stunden:

obere Längshälfte	Epidermis oben	—	1,0 mm
	Markschnittfläche unten . . .	+	10,7 „
untere Längshälfte	Markschnittfläche oben	+	7,0 „
	Epidermis unten	+	2,0 „

Ebenso ist es und noch auffallender bei gespaltenen Grasknoten, die für diese Untersuchung bequemer sind, weil sich die Hälften nicht auswärts krümmen.

16. Wird aus einem nicht hohlen, Dikotylen-Spross mit dickem Mark (z. B. Senecio Doria, S. umbrosus) eine Mittellamelle der Länge nach herausgeschnitten, indem man beiderseits das Holz symmetrisch abspaltet, so kann diese Mittellamelle in zweierlei Weise horizontal gelegt werden; a) so, dass die Schnittflächen selbst vertikal liegen, b) so, dass sie horizontal liegen. In der Lage a) sind die verschiedenen Gewebe der Mittellamelle in vertikaler Richtung nach dem Schema:

Rinde
Mark
Rinde

übereinander gelagert; in dieser Lage krümmt sich die Mittellamelle immer aufwärts. In der Lage b) dagegen liegen die Gewebeformen verschiedener Art horizontal neben einander nach dem Schema:

Rinde Mark Rinde

die Oberseite sowohl, wie die Unterseite der Lamelle wird der Hauptsache nach von den Schnittflächen des Markes eingenommen. In dieser Lage findet nicht selten keine geotropische Aufrichtung statt.

17. Wird aus der wachsenden Region eines nicht hohlen Sprosses ein Markprisma so herausgeschnitten, dass keinerlei fremdartige Gewebselemente daran haften und dieses durch 5—10 Minuten langes Liegen in Wasser steif und turgescent gemacht, dann aber in feuchter Luft oder in Wasser horizontal gelegt (das eine Ende befestigt, das andere frei), so tritt keine Aufwärtskrümmung ein.

Würzburg, im Juni 1873.

XXXVI.

Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch feuchte Körper (Hydrotropismus).

1871.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. Bd. I, 1874. — Heft 2, 1872, p. 200.)

Die bekannten Versuche Knight's und Johnson's, welche den Einfluss der Schwerkraft auf die Wachsthumsrichtung der Wurzeln betreffen, sind in den letzten Jahren vielfach citirt, wiederholt und besprochen worden; dagegen scheinen diejenigen Untersuchungen derselben Forscher, welche die Wirkung feuchter Körper auf die Wurzelrichtung darthun, wieder ganz in Vergessenheit gerathen zu sein, obgleich Duchartre 1856 die Aufmerksamkeit auf dieselben zu lenken suchte. In seiner Abhandlung: Influence de l'humidité sur la direction des racines[1]) citirt er, und wie es scheint wörtlich übersetzt, folgende Mittheilung Knight's[2]): „Einige Bohnensamen (Fève commun) wurden auf der Oberfläche der Erde in Blumentöpfen befestigt, in vier Zoll entfernten Reihen. Ein aus Holzstäbchen gemachtes Gitter wurde dann auf jeden Topf so befestigt, dass man diesem jede beliebige Stellung geben konnte, ohne dass Erde und Samen herabfielen. Die Stäbchen des Gitters waren so angebracht, dass sie die austretenden Keimwurzel nicht hinderten. Die Töpfe wurden nun völlig umgekehrt, die Samen befanden sich somit auf der Unterseite der Erde, in welche sie nur halb eingesenkt waren. So befand sich jede austretende Keimwurzel oberwärts in Berührung mit der Erde, unterwärts mit der Luft. Durch das Bodenloch des umgekehrten Topfes wurde dann hinreichend Wasser eingeführt, um die Erde

[1]) Duchartre im bulletin de la société Botanique de France, 28. Nov. 1856.

[2]) Dieselbe wurde der Königl. Gesellschaft in London 1811 am 7. März vorgelesen und dann in: a selection from the physiological and horticultural papers London 1841, p. 157 – 164 veröffentlicht. — Diese so wichtige Sammlung von Knight's Schriften habe ich bisher vergeblich in Bibliotheken und antiquarischen Katalogen gesucht, ein Wiederabdruck derselben wäre sehr erwünscht.

mässig feucht zu halten; nachdem die Töpfe in einem Warmhause aufgehängt waren, begannen die Samen bald zu keimen . . . Unter diesen Verhältnissen verlängerten sich die Wurzeln horizontal längs der Unterfläche der Erde und im Kontakt mit dieser und nach einigen Tagen produzirten sie auf ihrer Oberseite viele Seitenwurzeln, welche in die Erde eindrangen, völlig so, als ob sie durch thierischen Instinkt dorthin geleitet worden wären . . . Diese Wurzeln erhoben sich bis über die Mitte der Erde in den Töpfen . . . Der Versuch wurde wiederholt, indem man so oft und so reichlich Wasser gab, dass alle Theile der Wurzeln gleichmässig feucht erhalten wurden; in diesem Falle gehorchten sie vollständig dem Gesetz der Gravitation, ohne irgend wie von der über ihnen befindlichen Erde beeinflusst zu werden."

Aus Johnson's mir leider ebenfalls unzugänglicher Arbeit: The unsatisfactory nature of the theories proposed to account for the descent of the radicles etc.[1]) (1829) citirt Duchartre Folgendes: „Johnson überspannte einen breiten und kurzen Cylinder mit einem engmaschigen Netz, bildete so ein Gefäss, welches auf drei Füssen ruhte und mit Erde gefüllt wurde. In diese wurde Senf gesäet, und täglich begossen; mehrfach wiederholte Versuche ergaben folgendes sehr merkwürdige Resultat. Sobald die Keimung begonnen hatte, wuchsen die Wurzeln abwärts und zeigten sich auf der Unterseite des Netzes; aber kaum hatten sie dieses durchsetzt, als sie auch, statt ihre gewohnte Richtung zu verfolgen, bei einer Länge von circa $\frac{1}{8}$ Zoll jedesmal (invariablement) anfingen, sich aufwärts zu wenden, um die Erde wieder zu erreichen; oft krochen sie längs der Unterfläche derselben hin oder sie durchbohrten das Netz zwei- oder dreimal" . . .[2]). Ferner; „Ein Schwamm wurde in der Mündung eines Bierglases befestigt und seine Oberfläche mit dem Rande desselben gleich abgeschnitten. Einige vorher wohl eingeweichte Senfsamen wurden ein wenig unter die Oberfläche des Schwammes eingesenkt, um ihre ganze Oberfläche feucht zu erhalten. Diese Vorrichtung wurde nun im Garten aufgehängt, die Oeffnung des Glases nach unten gekehrt und täglich befeuchtet. In vier Tagen hatten 12 Samen gekeimt und drei derselben waren mit ihrer Wurzel von unten nach oben in den Schwamm gewachsen. Die Wurzeln der anderen neun verlängerten sich anfangs abwärts, dann aber suchten alle mehr oder weniger von der Feuchtigkeit des Schwammes zu profitiren, indem sie längs seiner Unterfläche hinliefen." Endlich brachte Johnson 3 cm unter den Rand eines grossen Bierglases, mittels eines Eisendrahtringes ein Netz an, über welchem der Raum mit

[1]) H. Johnson in Edinburgh new philosophical Journal Octbr. 1828 bis März 1829, p. 312—317. — Ein Referat dieser Arbeit findet sich auch in Linnaea V. 1830, p. 145—148, aber wie es scheint, ungeschickt übersetzt, eine wichtige Stelle p. 146 ist geradezu unverständlich.

[2]) Letzteres nach der Linnaea l. c. Duchartre sagt: dans deux ou trois cas. — Obiges passt besser zu meinen eigenen Versuchen.

Erde gefüllt wurde; in diese säete er Senf; bei dieser Einrichtung, fährt Duchartre in dem Citat fort, wurde die im unteren Theil des Glases eingeschlossene Luft bald mit Wasserdampf gesättigt, da sie sich beständig in Berührung mit der feuchten Erde oder selbst mit dem durchgetropften Wasser befand. Als nun die Wurzeln aus der Erde in diese Luft eintraten, erfuhren sie keine Einwirkung, welche ihre natürliche Tendenz nach unten verändern konnte; so verlängerten sie sich denn auch vertikal abwärts, ohne irgend wie von ihrer normalen Richtung abzuweichen.

Mit Recht weist Duchartre die Einwendungen, welche man gegen diese Resultate aus Duhamel's und Dutrochet's Versuchen entnehmen könnte, zurück; diejenigen Duhamel's können schon ihrer Methode nach hier kaum in Betracht kommen[1]) und von den beiden Versuchen Dutrochet's berechtigt keiner zu der von ihm gezogenen Folgerung: que les racines n'ont aucune tendence vers les corps humides[2]). Er liess nämlich einmal Bohnen in einer mit Erde gefüllten Schachtel, deren Boden durchlöchert war, und welche er hoch in freier Luft aufgehängt hatte, keimen; die durch die Löcher ausgetretenen Keimwurzeln verlängerten sich nur wenig und vertrockneten bald, offenbar in Folge zu starker Verdunstung in der zu trockenen Luft. Bei dem anderen Versuch wuchs die Wurzel einer Bohne zwar weiter aber senkrecht abwärts, weil die Luft in dem Rezipienten offenbar mit Dampf gesättigt war, und so der daneben befindliche feuchte Schwamm eben keine Wirkung äussern konnte, denn es geht schon aus den Versuchen Knight's und Johnson's, noch mehr aber aus meinen eingenen Untersuchungen hervor, dass, wie im Voraus zu erwarten ist, eine Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Richtung nur dann eintritt, wenn sie auf der einen Seite einer grösseren Feuchtigkeit ausgesetzt sind als auf der anderen.

Duchartre hat die grosse Bedeutung der von ihm wieder an das Licht gezogenen, aber mit wenig Umsicht und ungenügender Ueberlegung angestellten Versuche Knight's und Johnson's richtig erkannt, dieselben jedoch nicht wiederholt und übersehen, dass sie, den Anforderungen der neueren Pflanzenphysiologie gegenüber, an mehr als einem Mangel leiden[3]). Vor Allem sind diese Versuche sämmtlich so eingerichtet, dass das Licht die aus der Erde ausgetretenen Wurzeln treffen, und zwar auf der einen Seite mit grösserer Intensität als auf der anderen treffen musste, der Verdacht der Mitwirkung des Heliotropismus ist daher nicht ausgeschlossen; ferner ist die Stelle der Wurzel, an welcher die Krümmung zum feuchten Körper hin eintritt, nicht näher bezeichnet, es könnte ja eine andere, als die von der

[1]) Duhamel. Phys. des arbres II. liv. IV. 6, p. 137—145.

[2]) Dutrochet, Mémoires pour servir etc. II., p. 3—5.

[3]) Auf Duchartre's eigene Beobachtungen, die, was er ebenfalls übersieht mit den bereits genannten durchaus nicht in eine Reihe zu stellen sind, komme ich am Schluss dieses Artikels zurück.

Schwere und der Centrifugalkraft affizirte Stelle sein; endlich ist die Beziehung der Krümmungsebene der Wurzel zur Oberfläche des feuchten Körpers nicht genau genug bestimmt.

Unter solchen Umständen werden genauere Mittheilungen über den Einfluss feuchter Oberflächen auf die Wachsthumsrichtung der Wurzeln den Botanikern, wie ich hoffe, um so willkommener sein, als die Frage, auf welche Weise die Schwere und die Centrifugalkraft die Wachsthumsrichtung der Wurzeln bestimmen, noch keineswegs gelöst ist, durch die Einwirkung feuchter Körper aber ein neues Moment in die Diskussion eingeführt wird, welches vielleicht neue Angriffspunkte zur Lösung des in neuerer Zeit soviel besprochenen Problems bietet.

Fig. 86.

Derartige Erwägungen waren es auch, welche mich im Frühjahr 1871 bestimmten, die Einwirkung feuchter Körper auf die Wachsthumsrichtung der Wurzeln zu untersuchen[1]).

Ich habe die Versuche in sehr verschiedener Weise angestellt; die beiden bequemsten Methoden will ich zuerst beschreiben.

1. Hängendes Sieb als Keimboden. Reifen von starkem Zinkblech, etwa 5 cm hoch und 20 cm im Durchmesser weit, werden mit weitmaschigemTüll so überspannt, dass man ein Sieb erhält, dessen poröser Boden von dem Tüll gebildet ist; zwei Haken oder Ringe dienen zur Befestigung eines Fadens oder Drahtes, mittels dessen das Sieb aufgehängt werden kann. Fig. 86 stellt den Apparat hängend und im Vertikalschnitt dar; *a a* die Durchschnitte des Zinkreifens, *b b* die Haken für den Draht *c c*, der bei *d* aufgehängt ist; von *e* zu *e* ist der Tüll ausgespannt. Auf diesen breitet man nun zunächst eine Schicht feuchter Sägespäne[2]), etwa

[1]) Eine vorläufige Mittheilung darüber findet sich in den Verh. der phys. mediz. Gesellschaft in Würzburg 15. Juli 1871.

[2]) Man kann den Apparat auch in der Weise herstellen, dass man eine ihres Bodens beraubte Holzschachtel mit einem Netz aus Bindfaden überspannt, auf dieses

2 cm dick aus, legt darauf die Samen *g*, *g*, *g* und bedeckt diese mit einer 2—3 cm dicken Schicht feuchter Sägespäne Fig. 86 *ff*. In dieser Form ist der Apparat besonders für grössere Samen (Pisum, Phaseolus, Faba, Zea, Helianthus, Tropaeolum, Ipomaea) sehr geeignet. Einige solche hängende Keimböden, gleichartig hergerichtet, werden nun in einem finstern Zimmer aufgehängt; bei dieser Gelegenheit sei ein für allemal hervorgehoben, dass alle meine Versuche unter Abschluss des Lichts, in einem finstern Zimmer oder in einem hölzernen Schrank gemacht wurden, um die Mitwirkung des Heliotropismus zu vermeiden. Obgleich die Luft in der Umgebung des Apparats nicht mit Wasserdampf gesättigt sein darf, wenn der feuchte, schwebende Keimboden auf die Wurzeln ablenkend einwirken soll, muss man doch allzu grosse Trockenheit vermeiden, da sonst die unten hervortretenden Wurzeln leicht vertrocknen. Es genügt, den Boden des finstern Zimmers mit Wasser täglich einmal oder öfter zu besprengen, so dass die psychrometrische Differenz der Luft etwa 1,5—2,0° R. beträgt.

Hängt nun das Tüllsieb horizontal, so treten die Hauptwurzeln der Keimpflanzen senkrecht durch die Maschen hervor, um in dieser Richtung 10—30 mm abwärts zu wachsen. Da der feuchte Körper von allen Seiten her gleich weit von einem gegebenen Punkte der Wurzelspitze entfernt ist, diese also allseitig gleiche Umgebung vorfindet, so kann eine Krümmung nicht eintreten, die Wurzelspitze folgt dem Geotropismus allein; entfernt sie sich dabei zu weit von dem Herde der Dampfbildung, kommt sie zu tief in die trockenere Luft abwärts, so vertrocknet sie und stirbt ab. Nicht selten kommt es jedoch vor, dass einzelne Wurzelspitzen, nachdem sie sich bereits 5—10 mm weit von der feuchten Fläche entfernt haben, plötzlich umbiegen, einen Bogen von 2—3 mm Radius beschreibend zum Keimboden zurückwachsen, in diesen von unten her eindringen oder ihm angeschmiegt an seiner Unterseite hinwachsen. Ich erkläre mir diese Erscheinung durch die Annahme, dass solche Wurzeln, wie es auch sonst häufig vorkommt, aus inneren Wachsthumsursachen Nutationskrümmungen machen, auf diese Weise mit einer Seite der feuchten Fläche näher kommen und nun von dieser zur weiteren Krümmung veranlasst werden. Die oberhalb und unterhalb des Tülls entspringenden Nebenwurzeln würden, wenn der feuchte Keimboden nicht da wäre, oder wenn er sich in dampfgesättigter Luft befände, schief, beinahe horizontal in einem sanften Bogen abwärts wachsen; unter den gegebenen Verhältnissen geschieht dies jedoch nicht; vermöge ihrer natürlichen Richtung ist ihre Oberseite der feuchten Unterseite des Keimbettes zu, ihre Unterseite dieser abgekehrt; es bedarf gewöhnlich nur einer unbedeutenden Krümmung,

feuchtes Filtrirpapier legt, auf dem man dann die Sägespäne oder Erde ausbreitet. Die Wurzelspitzen durchbohren das Fliesspapier, auch wenn es in mehrfacher Lage vorhanden ist.

um die fortwachsenden Spitzen mit dem Tüll in Berührung zu bringen, an welchem sie nun dicht angeschmiegt 5—10 und mehr cm weit dahinwachsen: nicht selten geschieht es, dass die Spitze durch eine Tüllmasche aufwärts in die feuchte Masse eindringt, um alsbald wieder durch eine andere Masche abwärts auszutreten und dasselbe Spiel öfter zu wiederholen, so dass die Wurzel wie der Faden in einer Naht verläuft.

Hängt das Sieb schief, etwa unter 45^0 gegen den Horizont geneigt (wie in Fig. 86), so können auch hier die unten senkrecht hervortretenden Wurzeln einige Millimeter weit gerade abwärts fortwachsen, (Fig. 86 *h*) bevor sie durch eine kräftige Krümmung über der Spitze der Unterfläche des Keimbodens sich anschmiegen; gewöhnlich ist es jedoch, dass die Krümmung erfolgt, sobald die krümmungsfähige Stelle in die Tüllmasche von oben her eintritt; die Spitze legt sich sofort schief an die Unterfläche an und wächst nun an dieser dicht angeschmiegt schief abwärts fort; ebenso verhalten sich die Nebenwurzeln Auch hier kommt das eben erwähnte wellenförmige Auf- und Abwachsen, wodurch die Wurzel in die Tüllmaschen gewissermassen eingenäht wird, nicht selten vor (Fig. 86 *m m*). Die Erscheinung ist leicht erklärlich: die durch die feuchte Fläche affizirte Wurzelspitze wächst durch eine Tüllmasche aufwärts und kommt durch die Streckung hinter ihr in die Sägespäne (oder das Fliesspapier); hier ist sie allseitig gleichmässig von Feuchtigkeit umgeben und gehorcht nur der Einwirkung der Schwere allein, so dass sie wieder abwärts wächst, dabei kommt sie aber schief unter die Tüllfläche, was sie abermals zur Aufwärtskrümmung veranlasst u. s. f.

Die Richtung der Hauptwurzeln an der Unterfläche des Siebbodens ist ziemlich streng bei allen dieselbe; denkt man sich durch die Austrittsstelle der Wurzel eine Linie an der Siebfläche so gelegt, dass diese den Neigungswinkel der Letzteren zum Horizont angiebt, so folgt die Wurzel der abwärts gehenden Richtung dieser Linie, niemals der aufwärts gehenden; mit anderen Worten die Wurzel wendet sich bei ihrem Austritt nach der Seite hin, wo das Keimbett mit der Vertikale den kleinsten spitzen Winkel bildet, also nach der Seite, wo sie der feuchten Fläche am nächsten und von der Richtung der Schwere am wenigsten abgelenkt ist. — Bei den Nebenwurzeln kann dies nicht so deutlich hervortreten, da sie nach allen Richtungen hin aus der Hauptwurzel entspringen, doch lässt sich die Tendenz in diesem Sinne nicht verkennen.

Zuweilen, doch selten geschieht es, dass die der Unterfläche des Keimbodens bisher angeschmiegte Wurzelspitze sich von ihr abwärts entfernt, dem überwiegenden Zug des Geotropismus folgend (Fig. 86 *i k*); gewöhnlich biegt sie dann wieder aufwärts, um angeschmiegt fortzuwachsen. Ich habe versäumt, nachzusehen, ob dies nur dann geschieht, wenn etwa der Winkel, den die angeschmiegte Wurzel mit der Richtung der Schwere macht, eine bestimmte Grösse überschreitet, was ich für wahrscheinlich halte.

Die bisher beschriebenen Erscheinungen unterbleiben vollständig, wenn man den schwebenden Keimboden schief oder horizontal in einem mit Wasserdampf nahezu gesättigten Raume aufhängt, wozu ich eine grosse hohe Glasglocke in umgekehrter Stellung benutzte; es genügt, ein wenig Wasser in die Wölbung derselben zu giessen und den Apparat an einen die Oeffnung der Glocke verschliessenden Deckel zu hängen. In diesem Falle wachsen die aus den Tüllmaschen hervortretenden Hauptwurzeln senkrecht abwärts, die Nebenwurzeln in weitgeöffnetem Bogen schief abwärts; die Tendenz zur Anschmiegung an die Unterfläche des Keimbettes ist vollkommen verschwunden, offenbar weil die Wurzeln jetzt allseitig gleichmässig von Feuchtigkeit umgeben sind; sie folgen nun dem Zug der Wirkung der Schwere, d. h. dem Geotropismus allein.

2. Versuche mit Torfziegeln, Stücke von gepresstem Torf, vollständig mit Wasser durchtränkt, sind für unsere Versuche ebenfalls sehr geeignet. Grössere Samen lasse ich vorher solange in feuchten Sägespänen liegen, bis die Hauptwurzel 10—12 mm lang ist; dann werden sie mittels dünner Nadeln so an den Torf gespiesst, dass die Wurzel diesem anliegt oder doch nur wenig von ihm entfernt ist. Kleine Samen, wie die von Brassica und Lepidium sativum braucht man gar nicht besonders zu befestigen; ich streue sie auf die horizontale Fläche des feuchten Torfziegels und lasse sie so weit keimen, dass die Hauptwurzel eben anfängt in die Torfmasse einzudringen.

Werden nun die Torfziegeln im finstern Raum mit der die Samen tragenden Fläche abwärts 1. horizontal, 2. schief, 3. im dampfgesättigten Raum horizontal oder schief aufgehängt oder aufgestellt, so treten dieselben Erscheinungen wie bei dem Tüllsieb mit Sägespänen ein.

Schneidet man von einem Torfziegel (in trockenem Zustand) eine dünnere Platte, von etwa 2 cm Dicke ab, durchlöchert man diese mittels eines Korkbohrers von ungefähr 4—5 mm Weite, so kann man sie als Boden eines Kastens benutzen, dessen Seitenwände von dickem Stanniol gebildet werden, den man mit zahlreichen Stecknadeln an den Seiten der Platte befestigt. Nachdem diese mit Wasser durchzogen ist, steckt man vorher gekeimte Samen (Erbsen, Bohnen u. dgl.) mit den etwa 1 cm langen Wurzeln in die Löcher, füllt das Gefäss bis zum Rande der Stanniolwände mit feuchten Sägespänen und hängt es nun schief auf. Die bald aus den Löchern hervortretenden Wurzeln krümmen sich abwärts nach der Unterfläche des feuchten Torfes hin und wachsen ihm dicht angeschmiegt, zuweilen in ihn eindringend und wieder heraustretend, fort. Ganz anders ist der Effekt, wenn man bei Anfertigung dieses Gefässes den Torfboden selbst mit einer Stanniolplatte auf seiner Aussen-, d. h. Unterseite bedeckt und diese gleichzeitig mit der Torfplatte durchbohrt. Bei übrigens gleicher Einrichtung des Versuchs wachsen nun die Wurzeln in den Löchern bis zu deren unterem Rande; kommen sie aus diesen wirklich hervor, so vertrocknen die Spitzen bald, da die Stanniol-

decke die Dampfbildung hindert; sehr häufig aber krümmen sich die Wurzelspitzen an der unteren Oeffnung der Löcher angelangt, scharf rückwärts, um sogleich wieder in entgegengesetzter Richtung in den feuchten Raum der Löcher einzudringen.

Ist also die Unterfläche des Keimbodens trocken, so schmiegen sich die hervortretenden Wurzeln ihm nicht an und man begreift, dass Dutrochets erster Versuch (l. c. p. 3) zu keinem günstigen Resultat führen konnte.

3. Ich habe die Versuche ausserdem an einer Gypsplatte, an mit Erde oder feuchten Sägespänen gefüllten Säcken, und mit Badeschwämmen angestellt. — Es wurde eine grosse Gypsplatte frisch gegossen, so lange sie noch weich war Korke darin befestigt und an diese, nach der Erhärtung der Masse gekeimte Erbsen mit Stecknadeln befestigt, so dass die 1—2 cm langen Hauptwurzeln der feuchten Gypsplatte anlagen oder doch nur 1 mm entfernt waren; um den Kotyledonen genügende Feuchtigkeit zuzuführen, wurden diese mit durchtränkten Leinwandstreifen noch besonders bedeckt und täglich von Neuem befeuchtet; die Platte wurde, die mit Samen besetzte Seite abwärts, schief mit einer Neigung von ca. 45° zum Horizont aufgestellt: die Wurzeln verlängerten sich beträchtlich und die Mehrzahl schmiegte sich dabei der Gypsplatte dicht an. — Bequemer ist es, den Versuch an mit Erde oder Sägespänen gefüllten Säcken zu machen; diese werden nach der Füllung flach und breit gedrückt, auf einem Brettchen festgenagelt. Keimende Samen von Phaseolus, Faba, Pisum u. dgl. werden mit Stecknadeln so befestigt, dass die bereits ausgetretenen Wurzeln dem feuchten Sacke anliegen und die Brettchen schief aufgestellt, die samentragende Seite nach unten gekehrt; die Wurzelspitzen schmiegen sich dem Sack so fest an, dass sie ihn eindrücken, ja mehrfach kommt es vor, dass sie die dichte (alte) Leinwand durchbohren, in die feuchte Füllmasse eindringen, wieder austreten und sich so gewissermassen in die Leinwand einnähen. Die Nebenwurzeln, welche durch den Ort ihrer Entstehung der feuchten Fläche von vornherein benachbart sind, schmiegen sich ihr an und man bekommt ganze Wurzelsysteme auf diese Weise flächenförmig ausgebreitet, angeschmiegt und „eingenäht"; nur die auf der Aussenseite, d. h. auf der dem feuchten Körper abgekehrten Seite der Hauptwurzel entspringenden Nebenwurzeln vertrocknen meist frühzeitig, nur einzelne krümmen sich seitwärts und gelangen bis an die feuchte Fläche, wo sie ebenfalls angeschmiegt fortwachsen. — Am wenigsten bequem sind Badeschwämme; ihre Oberfläche ist meist zu uneben und sie trocknen zu leicht aus; trotzdem habe ich auch mit ihnen ganz überzeugende Präparate gewonnen. Keimende Erbsen wurden einfach in die natürlichen Löcher des Schwammes eingeklemmt oder auch mit Nadeln befestigt, so dass die bereits ausgetretenen Wurzeln dem Schwamme anlagen; dieser selbst wurde frei aufgehängt. Ich habe so reichverzweigte Wurzelsysteme sich entwickeln sehen, die dem Schwamm auf seiner Unterseite an-

geschmiegt waren; die Wurzeln folgten den grossen Unebenheiten der Unterfläche und drangen nicht selten in die Löcher aufwärts ein. Bei Versuchen an Schwämmen ist besonders deutlich zu sehen, wie Wurzelspitzen, die bereits einige Millimeter, oft selbst 5 mm weit von der nächsten Stelle der feuchten Fläche sich entfernt haben, von dieser affizirt werden, sich aufwärts krümmen und wieder in Berührung mit ihr kommen. Hängt man aber den Schwamm in einem geschlossenen Glascylinder auf, so folgen die Wurzeln dem Geotropismus, also ihrer gewöhnlichen Wachsthumsrichtung. Dutrochet's zweiter Versuch (l. c. p. 4), wo innerhalb eines mit Dampf gesättigten Becherglases eine Bohne neben der senkrechten Fläche eines feuchten Schwammes befestigt war, konnte also kein anderes Resultat ergeben, als dass die Wurzeln sich so verhielten, wie wenn der Schwamm gar nicht da gewesen wäre.

Ich habe nachträglich noch zu bemerken, dass es in allen Fällen nöthig ist, die feuchten Keimböden wiederholt, am besten täglich einmal neu zu befeuchten, indem man sie sammt den Keimpflanzen ganz untertaucht oder mit einer Spritzflasche begiesst. Wo die Samen mit Nadeln am Keimboden aussen befestigt sind, ist es gut die Kotyledonen noch mit einem feuchten Körper besonders zu umgeben.

Während die Wurzeln an den feuchten Unterflächen angeschmiegt fortwachsen, entwickeln sich auch die Keimstengel, an ihnen ist irgend ein Einfluss des feuchten Körpers auf die Wachsthumsrichtung nicht wahrzunehmen; soweit es die Umgebung erlaubt, wachsen sie senkrecht aufwärts, was besonders bei dem Tüllsieb klar hervortritt.

Diese Versuche, zumal mit Torfziegeln und dem Tüllsieb sind so leicht anzustellen, und ihr Erfolg ist so sicher, dass sie sich zu Demonstrationen in Kollegien besonders eignen.

Weitere Untersuchungen werden vermuthlich zeigen, dass die Fähigkeit der Luftwurzeln epidendrischer Orchideen, Bromeliaceen und Aroideen, sich an feuchten rauhen Flächen (zumal an der Rinde von Bäumen) dicht anzuschmiegen, wenigstens zum Theil auf denselben Ursachen beruht, wie die Anschmiegung gewöhnlicher Wurzeln an feuchte Oberflächen [1]).

Die Thatsache, dass sich die Wurzeln an ihrem wachsenden Endstück da, wo dasselbe noch für die Wirkung der Schwere und der Centrifugalkraft, also geotropisch empfindlich ist, nach einer feuchten Oberfläche hinkrümmen, wenn die Atmosphäre nicht mit Wasserdampf gesättigt, aber hinreichend feucht ist, könnte nun zunächst in folgender Weise gedeutet

1) Ich habe diese Erscheinungen seitdem weiter verfolgt und z. B. an Kartoffelknollen Wurzelsysteme gewonnen, welche denen des epidendrischen Polypodium musaefolium und anderer Epiphyten in allen hierbei wesentlichen Punkten glichen. Zusatz 1892.

werden; die dem feuchten Körper zugekehrte Seite wird konkav weil sie langsamer, die der trockneren Luft zugekehrte Seite der Wurzel wird konvex, weil sie schneller wächst. Die Oberfläche des feuchten Körpers aber ist, da sie sich in einer nicht gesättigten Atmosphäre befindet, durch ihre Dampfbildung kälter als diese letztere, und man könnte die Wurzelkrümmung somit als eine Wärmewirkung auffassen wollen, indem man annähme, dass die der trockeneren Luft zugekehrte Wurzelseite auch die wärmere also schneller wachsende sei und dass sie daher konvex werden müsse. Allein die der trockeneren Luft zugekehrte Wurzelseite verdunstet selbst, ist selbst ein feuchter Körper, der sich durch Transpiration abkühlt, so gut wie die Oberfläche des feuchten Keimbodens; die etwaige Temperaturdifferenz muss also auf der dem Keimboden zu- und abgekehrten Wurzelseite entweder Null oder ausserordentlich gering sein, auch in dem Falle, dass die Wurzel von der feuchten Oberfläche um einige Millimeter entfernt ist. Sobald aber die Wurzel der letzteren dicht angeschmiegt ist, bildet ihre freie Oberfläche selbst einen Theil der durch Verdunstung sich abkühlenden Oberfläche des Keimbodens und auch in diesem Falle wird eine irgend erhebliche Temperaturdifferenz der angeschmiegten und freien Wurzelseite nicht zu Stande kommen. Etwaige Zweifel in dieser Richtung würden sich vielleicht mit Hilfe eines thermoelektrischen Apparates beseitigen lassen, der mir in geeigneter Form gegenwärtig nicht zu Gebote steht. Ich versuchte jedoch auf andere Weise die Frage, ob Temperaturdifferenzen beider Wurzelseiten die Krümmung bewirken, zu lösen. Es wurde ein parallelepipedischer Blechkasten von 25 cm Länge (liegend) und etwa 14 cm Höhe und Tiefe, oben mit breitem Deckel, rechts und links offen hergestellt; die beiden Oeffnungen des Kastens lassen sich auf zwei beinahe würfelförmige Blechgefässe so aufschieben, dass diese gewissermassen die rechte und linke Wand bilden. Diese Blechwürfel stehen auf Dreifüssen; der eine wird mit Wasser gefüllt und durch eine Lampe geheizt, der andere mit Eisstücken gefüllt. In den Kasten zwischen den Würfeln werden an durchtränkten Torfstücken mittels langer Nadeln keimende Samen (Erbsen, Faba) in verschiedener Lage befestigt; der Deckel zugemacht; durch zwei Löcher in demselben berusste Thermometer eingeführt. Die Luft in der Umgebung der Samen ist nun mit Wasserdampf beinahe ganz gesättigt, die Wärmestrahlung der beiden Blechwürfel aber bewirkt an den Keimwurzeln rechts und links eine Temperaturverschiedenheit; die beiden neben den Samen befindlichen, von der kalten und warmen Würfelfläche um 3 cm entfernten Thermometer differirten in meinen Versuchen gewöhnlich um 3^0 C.; da jedoch (der Feuersgefahr wegen) über Nacht nicht geheizt wurde, glich sich diese Differenz bis Morgens um 7 Uhr meist bis auf einige Zehntelgrade aus. Nach mehrtägiger Fortsetzung der Versuche waren die Wurzeln beträchtlich gewachsen, aber abwärts; einige zeigten leichte Krümmungen, aber ohne bestimmte Beziehung zur Vertheilung der Wärme im Kasten.

Wenn ich nun auch nach diesen und einigen anderen nicht ganz konkludenten Versuchen die Frage, ob die verschiedene Temperatur der beiden fraglichen Wurzelseiten die Ursache der Krümmung ist, noch nicht für erledigt halte, so ist sie doch sehr wahrscheinlicherweise zu verneinen, besonders auch deshalb, weil bei einer der feuchten Fläche angeschmiegten Wurzel die freie Seite durch die Verdunstung ein wenig kälter sein müsste, als die andere, was nach der fraglichen Annahme bewirken müsste, dass die bereits angeschmiegte Wurzelspitze sich wieder von der feuchten Oberfläche wegwendete; das geschieht jedoch nicht, die einmal angeschmiegten Wurzeln wachsen vielmehr an der feuchten Fläche 8—10 und mehr Centimeter weit hin, und wenn es, wie erwähnt, vorkommt, dass die Wurzelspitze gelegentlich sich von der feuchten Fläche wegneigt, so muss dies andere Ursachen haben.

Es bleibt demnach der Einfluss der verschiedenen Feuchtigkeit auf der zu- und abgekehrten Seite der Wurzelspitze als nächste Ursache der Krümmung übrig. Dabei tritt aber das ganz unerwartete Resultat hervor, dass diejenige Seite stärker wächst, welche der stärkeren Verdunstung ausgesetzt ist; bei einer bereits dicht angeschmiegten Wurzel kann die freie Seite allein verdunsten, bei einer noch nicht angeschmiegten, die sich aber zur feuchten Fläche hinkrümmt, muss die stärker wachsende konvexe, nach aussen gekehrte Seite etwas stärker transpiriren als die der feuchten Fläche zugekehrte, die langsamer wächst und konkav wird.

Da man ohne weitere experimentale Prüfung aller hier einschlägigen Fragen wohl kaum im Stande sein wird, die Einwirkung einer feuchten Oberfläche auf die Wurzelrichtung zu erklären, so enthalte ich mich einstweilen eines abschliessenden Urtheils[1]).

Erst nachdem meine Untersuchung soweit, wie hier mitgetheilt, gediehen war, erhielt ich durch freundliche Vermittelung F. Cohn's die „Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel" von Theophil Ciesielski (Dissertation, Breslau 1871), eine durch neue Beobachtungen und treffliche Darstellung ausgezeichnete Arbeit. Eine daselbst mitgetheilte Beobachtung steht in unmittelbarem Bezug zu dem hier behandelten Thema; p. 33 heisst es: „Wird eine gerade, senkrecht abwärts gewachsene Wurzel von Zea Mais auf eine Wasseroberfläche horizontal so aufgelegt, dass das Wasser nur die untere Kante der Wurzel benetzt, so krümmt sie sich nicht abwärts, wie man es voraussetzen (warum?) müsste, sondern sie krümmt sich aufwärts, in der gewöhnlichen Krümmungszone und hebt dadurch die Spitze von 3—4 mm über die Wasseroberfläche; das hierauf über dem Wasser

[1]) Die hier beschriebenen Erscheinungen werden gegenwärtig bekanntlich als Hydrotropismus bezeichnet. Da die Versuche von Knight und Johnson kein bebestimmtes Resultat ergaben, so darf ich wohl annehmen, dass ich es war, der 1871 den Hydrotropismus zuerst als Thatsache festgestellt hat. Zusatz 1892.

befindliche Stück beschreibt bei fernerem Wachsthum eine Krümmung abwärts, wodurch die Spitze wieder in Wasser eingetaucht wird; dieses Abwärtswachsthum hielt so lange an bis die krümmungsfähige Zone der Wurzel wieder in Wasser anlangt, worauf dann eine neue Hebung der Spitze aus dem Wasser erfolgt, darauf wieder eine Senkung u. s. w." Steht schon diese Angabe in auffallendem Kontrast zu meinen Beobachtungen, so ist dies noch in höherem Grade der Fall, wenn es weiter heisst: „Dieselbe Erscheinung findet auch statt, wenn die Wurzel auf einer nassen, horizontalen Oberfläche eines festen Körpers sich entwickelt, und ist auch bei anderen Pflanzen wie Weizen, Hafer u. dgl. zu beobachten; bei den Wurzeln von Leguminosen tritt sie sehr selten in diesem Grade ein, wohl aber sieht man, dass bei einer solchen auf Wasser gelegten Wurzel die Krümmung abwärts in einem sehr weiten Bogen allmählich erfolgt und in weitaus selteneren Fällen aufwärts sich krümmt, wie dies auch Hofmeister beobachtet hat." Nach Ciesielski liegt die diese Aufwärtskrümmung vermittelnde Stelle nur wenig hinter der Stelle, wo sonst die Abwärtskrümmung erfolgt, doch immer noch da, wo die Zellen der Wurzel in Streckung begriffen sind, nicht selten, wie bei dem Mais fallen beide Stellen sogar zusammen.

Auch diese Beobachtungen werden noch eines eingehenderen Studiums bedürfen, um so mehr, da sie mit meinen Beobachtungen über die Wirkung eines feuchten Körpers, auf dessen Unterseite sich die Wurzel befindet, wenigstens scheinbar im Widerspruch stehen (vergl. vorliegendes Werk p. 786).

Soviel aber scheint gewiss, dass Ciesielski's Erklärung sowohl der beschriebenen Aufwärts- wie der gewöhnlichen Abwärtskrümmung der Wurzelspitze ungenügend oder unrichtig ist; er nimmt nämlich an, dass bei Wurzeln, welche sich nicht in der Richtung der Normale befinden, der Inhalt der Zellen der unteren Hälfte konzentrirter und demnach (?) weniger zur Ausscheidung der Zellmembran befähigt, dass derjenige der oberen Hälfte hingegen mehr verdünnt und zur Bildung von Membranmolekülen geeigneter ist. Er glaubt nun, dass die Aufwärtskrümmung der horizontal auf Wasser gelegten Wurzel durch grössere Verdünnung der Säfte auf der Unterseite bewirkt werde. Wie diese Theorie dazu dienen könnte, die von mir beobachteten Aufwärtskrümmungen in Fällen, wo die feuchte Oberfläche die Wurzeln von oben her affizirt, zu erklären, will mir nicht einleuchten, vielmehr scheint sie mir in direktem Widerspruch damit zu stehen. Wenn übrigens Ciesielski Werth darauf legt, dass bei abwärts gekrümmten Wurzeln die Zellen der konvexen Oberseite wasserreicher, die der Unterseite protoplasmareicher sind, und darin eine Bestätigung obiger Annahme[1])

[1]) Diese Annahme stützt sich auf das Wachsthum der künstlichen Traubeschen Zellen an der Stelle, wo die Konzentration ihres Inhalts die geringste ist; die Mechanik des Aufwärtswachsens dieser Zellen lässt sich aber nach meinen Beobachtungen kaum in dieser Weise auf Pflanzenzellen übertragen.

findet, so ist dagegen zu erwähnen, dass bei den aufwärts gekrümmten Grasknoten gerade das Entgegengesetzte stattfindet, insofern bei diesem die Zellen der konvexen Unterseite sehr wasserreich, die der konkaven Oberseite sehr protoplasmareich sind. Beides aber ist einfach Folge des starken Wachsthums der Zellen der konvexen Seite, ob diese nun oben liegt, wie bei den Wurzeln, oder unten, wie bei den Grasknoten, ist dabei gleichgiltig; die kleinen protoplasmareichen Zellen der konkaven Seite verhalten sich eben zu den grossen wasserreichen der konvexen Seite in beiden Fällen so, wie junge Zellen zu alten, wie nicht ausgewachsene zu ausgewachsenen, die relative Verminderung des Protoplasmas in den Zellen der konvexen Seite ist nicht die Ursache, sondern die Folge ihres stärkeren Wachsthums, welches überall mit entsprechender Vermehrung des Zellsaftwassers verbunden ist[1]).

Demnach wäre also weder die gewöhnliche, durch Schwerkraft vermittelte, Abwärtskrümmung, noch die einseitige Einwirkung feuchter Körper auf die Wurzelrichtung bis jetzt erklärt; zu dem alten Räthsel ist ein neues hinzugekommen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch einer anderen, von mir oft beobachteten, aber noch nicht genauer untersuchten Erscheinung gedenken, die mit dem hier besprochenen Thema offenbar zusammenhängt; lässt man nämlich Blumentöpfe, in denen Dahlienknollen, Kartoffelknollen u. dgl. eingepflanzt sind und ihre Knospen austreiben, längere Zeit im Finstern stehen, und hält man die Erde gleichmässig feucht, so kommen Tausende kleiner; dünner Nebenwurzeln aus dem Boden an die Oberfläche hervor[2]), wachsen 1—3 mm schief in die Luft hinauf, biegen dann abwärts, berühren die feuchte Erde, schmiegen sich dieser an, dringen selbst nicht selten ein wenig ein, um sich wieder zu erheben und dasselbe Spiel von Neuem zu beginnen, so dass derartige Wurzeln auf dem Boden eine horizontale Wellenlinie in vertikaler Ebene beschreiben; oft indessen laufen sie auch ziemlich gerade hin. An den Rand des Topfes gelangt, steigen sie an diesem hinauf und ihm fest angeschmiegt an der Aussenseite zuweilen herunter. — Dieselbe

1) Die von Ciesielski versuchte Erklärung war, den damaligen Anschauungen entsprechend, eine grob physikalische, während ich die Frage physiologisch auffasste und den Hydrotropismus als Reizerscheinung betrachtete. Zusatz 1892.

2) Das Heraustreten von Wurzeln aus der Erdoberfläche in die Luft beruht wie ich in der Abhandlung XXXII, p. 910 (vom Jahre 1874) gezeigt habe, vorwiegend auf der Eigenschaft der Nebenwurzeln höherer Ordnung, nicht geotropisch zu sein, so dass sie, aus ihren Mutterwurzeln entspringend nach allen Richtungen des Raumes, also auch aufwärts wachsen können. Für gewöhnlich aber vertrocknen die zufällig aufwärts aus dem Boden auftauchenden sehr dünnen Nebenwurzeln und werden nicht bemerkt; bedeckt man jedoch die Bodenoberfläche in der Umgebung einer reichbewurzelten Pflanze mit einem Blumentopf, Glasscheibe, Ziegel, so findet man zahlreiche aus der Tiefe emporsteigende, dünne Wurzeln. Zusatz 1892.

Erscheinung beobachtet man auch an Blumentöpfen mit Dahlien und Kartoffeln im diffusen Licht eines Zimmers (entfernt vom Fenster), wenn die Erde oft begossen wird, in geringerem Grade unter einer Glasglocke auch am Fenster; ebenso kommen bei Aroideen, z. B. Richardia, wenn der Topf ganz unter Wasser gesetzt wird, Wurzeln über die Erde hervor. Offenbar hängt die Erscheinung zunächst davon ab, dass die Erde im Topf gleichmässig feucht ist, dass die Oberfläche derselben nicht stärker austrocknet, als die inneren Theile, was besonders durch die Erwärmung der Oberfläche bei starker Beleuchtung an einem in freier Luft stehenden Topf begünstigt wird, weshalb die Erscheinung in diesem, (gewöhnlichen Falle) nicht eintritt.

Aehnliche Erscheinungen beschreibt Duchartre in seiner genannten Abhandlung (1856); er hatte die Töpfe, in denen verschiedene Pflanzen eingewurzelt waren mit Glasgefässen umgeben, welche eine feuchte Atmosphäre umschlossen und an deren Innenseite das aus der Erde verdunstende Wasser sich kondensirte und herabrieselte. Wurzeln traten aus der Erde hervor und wuchsen aufwärts in den dampfgesättigten Raum oder krochen auf der Erdoberfläche hin; aus dem unteren, mit eingeschlossenen Stammstück von 1—2 cm Höhe bildeten sich Wurzeln, welche horizontal schwebend oder schief aufwärts wuchsen (Hortensia, Veronica Lindleyana).

Ich möchte Duchartre nicht beistimmen, wenn er diese Erscheinungen ohne Weiteres mit den von Knight und Johnson beobachteten in eine Reihe stellt, sie gewissermassen als Bestätigungen derselben betrachtet. Gewiss ist es ja, dass in beiden Fällen die Vertheilung der Feuchtigkeit auf die Wachsthumsrichtung einwirkt, die Thatsache aber, dass Wurzeln aus einem in sich gleichmässig feuchten Boden aufwärts wachsend an die Luft hervortreten, dass sie ferner in einer dampfgesättigten Atmosphäre horizontal wachsen, muss offenbar auf anderen Ursachen beruhen, als die von Knight, Johnson und mir beobachtete Ablenkung der Wurzeln von der normalen Richtung, die nur bei ungleicher Vertheilung der Feuchtigkeit um die Wurzeln eintritt. Dass ferner Wurzeln, welche aus dem feuchten Boden heraufgekommen sind und in eine nicht gesättigte Luft eintreten, nun wellenförmig auf- und abbiegend horizontal am Boden hinlaufen, gehört offenbar in dieselbe Kategorie von Thatsachen, wie die von Ciesielski beschriebenen.

Bevor sich über die Wirkung der Feuchtigkeit auf die Wurzelrichtung irgend etwas Abschliessendes sagen lässt, ist es nöthig alle diese Erscheinungen im Einzelnen sorgfältig zu studiren[1]).

Würzburg, 8. Septbr. 1871.

[1]) Das ist durch meine in den voranstehenden Abhandlungen XXXI und XXXII beschriebenen Untersuchungen geschehen, denen sich später noch andere, wie in „Flora“ 1892 („Wurzelstudien“) angeschlossen haben. Zusatz 1892.

XXXVII.

Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens.

1878.

(Theorie des Klinostaten. Vergl. Abhandl. XXXII, p. 877—880.)

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. II. 1882, Heft 2 von 1879, p. 209.)

Wachsende Pflanzentheile können bekanntlich durch verschiedene, das Wachsthum unsymmetrisch störende Ursachen Krümmungen erfahren, unter denen die geotropischen und heliotropischen die wichtigsten und bekanntesten sind; aber auch ungleichmässige Vertheilung der Feuchtigkeit in der umgebenden Luft [1]), ebenso dauernde einseitige Berührung (z. B. bei Ranken) können Krümmungen veranlassen und ausserdem können rein innere Wachsthumsursachen ähnlich wirken (Nutationen erzeugen).

Da nun ein und derselbe Pflanzentheil gleichzeitig zweien oder mehreren dieser sein Wachsthum beeinflussenden Ursachen unterliegen kann, so ist es unumgänglich nöthig, wenn es sich um ein genaueres Studium der einen handelt, alle übrigen auszuschliessen; betreffs der ungleichen Vertheilung der Feuchtigkeit und der einseitigen Berührung lassen sich leicht entsprechende Einrichtungen treffen; schwieriger ist es aber, Pflanzen so wachsen zu lassen, dass sie entweder nur dem Heliotropismus oder nur dem Geotropismus unterliegen; für beides habe ich bereits früher Einrichtungen angegeben; hier aber möchte ich zeigen, dass es möglich ist, Pflanzen so wachsen zu lassen, dass sie, obgleich einseitig beleuchtet, doch gleichzeitig dem Heliotropismus und dem Geotropismus entzogen sind.

Dass wir in derartigen Einrichtungen wichtige Forschungsmittel besitzen, ist unzweifelhaft und ihre Bedeutung wird noch erhöht, wenn man bedenkt, dass das Licht und die Schwere in manchen Fällen nicht nur

---

[1]) Vergl. „Arbeiten des bot. Instit.", Bd. I, p. 209 ff. (die vorausgehende Abhandlung der vorliegenden Sammlung).

Krümmungen wachsender Theile bewirken, sondern auch auf die Gestalt der Organe (Frucht von Buxbaumia aphylla u. a.) und auf den Ort ihrer Entstehung (Wurzelhaare der Brutknospen von Marchantia) bestimmend einwirken können. Bevor ich daher zur Beschreibung einiger von mir im letzten Sommer angestellten Versuche über gleichzeitige Ausschliessung des Heliotropismus und Geotropismus übergebe, möchte ich das, was meine Vorgänger geleistet haben, zur Sprache bringen.

Bei allen hier in Betracht kommenden Einrichtungen handelt es sich, darum, die wachsende Pflanze einer langsamen Rotation zu unterwerfen, so dass sie der wirkenden Kraft nach und nach alle ihre Seiten unter gleichem Einfallswinkel darbietet. Da jede das Wachsthum beeinflussende Kraft (hier zunächst das Licht und die Schwere) einer gewissen Zeit bedarf, um einen Effekt hervorzubringen, so wird bei Anwendung dieses Prinzips die einseitige Wirkung dadurch ausgeschlossen, dass dem Pflanzentheil nicht die nöthige Zeit gegönnt wird, auf der einen Seite merklich affizirt zu werden, weil er in der dazu nöthigen Zeit bereits die entgegengesetzte Seite der äusseren Kraft darbietet, wodurch der vorher erzeugte Effekt aufgehoben wird, oder mit anderen Worten, der langsam rotirende und im Wachsthum begriffene Pflanzentheil, welcher einer einseitig wirkenden Kraft ausgesetzt ist, verhält sich so, als ob die Kraft von allen Seiten her gleichmässig einwirkte. Dies wird jedoch, wie ich schon 1872 hervorhob, nur dann zur Vermeidung von Krümmungen führen, wenn nicht etwa innere krümmende Ursachen mitwirken, und allgemeiner gesagt nur dann, wenn der betreffende Pflanzentheil allseitig gleiche Reaktionsfähigkeit besitzt[1]).

1. Historisches über Vermeidung geotropischer Krümmungen. In gewissem Sinne entsprechen schon Knight's berühmte Versuche (1806) der oben gestellten Forderung, insofern es sich dabei um Rotation in vertikaler Ebene handelte; denn nur in diesem Falle wird die geotropische Krümmung ganz ausgeschlossen, weil die wachsenden Theile in kurzen Zeitintervallen ihre entgegengesetzten Seiten der Erde zukehren, während bei Rotation in horizontaler Ebene ein und dieselbe Seite des Organs der Erde zugekehrt bleibt; so dass die Richtung des Organs eine aus der Schwere und der Centrifugalkraft resultirende ist. Knight selbst und Spätere haben diesen Sachverhalt wohl erkannt, ich finde aber nicht, dass Jemand daraus den Schluss gezogen habe, es müsse **bei langsamer Rotation in vertikaler Ebene** derselbe Effekt erzielt werden, wie bei rascher Bewegung, derselbe Effekt freilich nur insofern, als in beiden Fällen die geotropische Wirkung ganz aufgehoben wird; bei Knight's rascher Rotation in vertikaler Ebene kam eben noch die Centrifugalkraft als richtungsbestimmende Ursache zum Vorschein; dadurch wurde zwar bewiesen, dass diese Kraft ebenso wirkt wie die Schwere; der

[1]) Vergl. über diesen Punkt die folgende Abhandlung XXXVIII. und p. 877.

Beweis dagegen, dass die Schwere es ist, welche den vertikalen Wuchs bewirkt, wäre reiner und klarer geführt worden, wenn man die Centrifugalkraft ausgeschlossen und langsame Rotation in vertikaler Ebene angewendet hätte (am besten ohne beides; „Vorlesungen" II. Aufl., p. 715).

Der langsamen[1]) Rotation um horizontale Achse geschieht in der Litteratur zuerst in Verbindung mit dem Namen Hunter Erwähnung. Dutrochet (Mém. II. p. 38) sagt: „Hunter mit une fève au centre d'un baril plein de terre et qui était animé d'un mouvement continuel de rotation sur son axe horizontal: la radicule se dirigea dans le sens de l'axe de rotation du baril." Da weder Dutrochet noch Hofmeister (1860), der des Hunter'schen Versuchs ebenfalls erwähnt, die Quelle angeben und es mir nicht gelungen ist, diese aufzufinden, so weiss ich nicht, ob Dutrochet den Sinn des Versuches und sein Ergebniss richtig citirt; so viel aber ist gewiss, dass aus Dutrochet's Citat einfach nichts zu folgern ist, so lange man die von mir 1872 konstatirte Thatsache nicht kennt, dass eine Hauptwurzel bei langsamer Rotation um horizontale Achse einfach in der Richtung fortwächst, die sie zufällig am Anfang des Versuchs hatte. **Es war bei dem Hunter'schen Versuch ein Zufall, dass die Bohne so lag, dass sich die Wurzel in der Richtung der Achse entwickelte; hätte sie anders gelegen, so wäre sie gerade aus in beliebiger Richtung gewachsen, sofern die Rotation langsam war, und war diese schnell (mit Centrifugalkraft verbunden), so musste die Wurzel von der Achse weg gerichtet werden.** Dutrochet (l. c. p. 43—46) hat es vergeblich versucht, den von ihm citirten Versuch nachzumachen; das eine Mal war die Rotationsachse nicht horizontal, das andere Mal, als sie horizontal war, konnte er keine gleichmässige Rotation zu Stande bringen und so ergaben seine betreffenden Versuche nur, dass in beiden Fällen die geotropische Wirkung nicht aufgehoben war.

Dass Dutrochet übrigens weit davon entfernt war, die wahre Bedeutung der langsamen Rotation um horizontale Achse zu begreifen, was ja auch ohne Versuche theoretisch möglich ist, ist ganz deutlich aus folgender Aeusserung (l. c. p. 48) zu entnehmen: „On voit, par les experiences qui viennent d'être rapportées, que lorsque la rotation est lente, les embryons séminaux qui l'éprouvent, cessent de diriger leur radicule vers la circonférence et leur plumule vers le centre. (Bis hierher ist die Sache richtig; aber nun kommt die Unklarheit.) Il me paraissait important, de trouver quel est le dégré de vitesse de rotation où cette direction spéciale cesse d'avoir lieu; die Antwort auf diese Frage wäre einfach die gewesen, dass bei Rotation um ganz horizontale Achse die Schwere keine Wirkung äussern

[1]) Ich vermuthe jedoch nur aus den Umständen, die im Text erwähnt werden, dass es sich dabei um langsame Rotation ohne Centrifugalwirkung handelt.

kann, gleichgiltig ob die Rotation rasch oder langsam ist; in ersterem Falle aber wird die Richtung der Keimtheile durch die Centrifugalkraft bestimmt. Zu der theoretischen Unklarheit Dutrochet's, die sich auch darin ausspricht, dass er die Centrifugalwirkung nach der Länge des in der Zeiteinheit zurückgelegten Weges bemisst, trat nun noch der Uebelstand, dass er mit seinem Uhrwerk nicht zu Stande kam, den allein entscheidenden Versuch mit horizontaler Achse und gleichförmiger Drehung zu machen, der seinem Resumé auf p. 51 (l. c.) sofort eine ganz andere Wendung gegeben hätte.

Hofmeister, der diese gänzlich verunglückten Bestrebungen Dutrochets als eine Erweiterung und Erklärung des „Hunter'schen Versuchs" bezeichnet[1]) legte bei seinen eigenen Versuchen auch nur Werth auf die Thatsache, dass selbst bei sehr schiefer, fast horizontaler Drehungsachse die Schwere noch geotropisch einwirkt, was ja bei Keimwurzeln selbstverständlich ist. Die geotropische Wirkung auszuschliessen durch langsame Rotation um horizontale Achse, was doch der entschiedenste Beweis für Knight's Theorie gewesen wäre, kam ihm nicht in den Sinn.

Bemerkenswerth ist eine hier zu erwähnende Stelle bei Wigand (bot. Unters. 1854 p. 147), die ich vollständig hierher setze:

„Bei diesen Versuchen, sagt er mit Bezug auf die rasche Rotation in vertikaler Ebene, sind es aber zwei verschiedene Umstände, welche die gewöhnlichen Bedingungen des keimenden Samens abändern, nämlich ausser der Centrifugalkraft auch die stetige Aufhebung der Richtung, wodurch der Wurzel, ganz abgesehen von der Wirkung der Centrifugalkraft, keinen Augenblick Zeit gelassen wird, eine bestimmte Richtung nach unten anzunehmen. Es kam also darauf an, zunächst den Einfluss der Centrifugalkraft durch eine bedeutende Verminderung der Rotationsgeschwindigkeit möglichst zu schwächen. Dies bewerkstelligte ich an der erwähnten Maschine theils durch Verkleinerung des Rotationsradius, indem ich Samen dicht in der Nähe der Achse keimen liess, theils durch Verminderung der Umläufe bis auf 12, 8, 3 in einer Minute. Um noch weiter zu gehen, befestigte ich den Keimboden senkrecht auf den Zeiger einer Wanduhr und erhielt auf diese Weise an dem $4^1/_2$" langen Minutenzeiger eine Bewegung des keimenden Samens von weniger als $^1/_2$", an dem 3" langen Stundenzeiger aber von weniger als $^1/_{38}$" in einer Minute.

Von vornherein lässt sich denken, dass bei einer vertikalen Rotation von so geringer Geschwindigkeit, wo der Einfluss der Centrifugalkraft als verschwindend angenommen werden kann, eine in der Entwickelung begriffene Wurzel, welche in jedem Augenblick einen vertikalen Zug nach unten erleidet, in einer der Rotationsrichtung entgegengesetzt gekrümmten **Spirale** wachsen wird, und dass die Krümmung derselben um so stärker sein wird, je rascher die Umdrehung. In der Wirklichkeit kommen zwar solche Krümmungen hin und wieder vor, indes sind doch in der Regel die Wurzeln mehr gestreckt, und zwar ergiebt sich aus den oben erwähnten, mit zahlreichen Samen angestellten und zum Theil oft wiederholten Versuchen, dass die Wurzeln unter diesen Bedingungen sich im Allgemeinen auf sehr ungleiche Art entwickeln: es kommen gleichzeitig auf einem und demselben Keimboden solche vor, welche centrifugal, in radialer Richtung nach aussen, sowie auch solche, welche

[1]) Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1860, p. 211 unten.

centripetal, nach innen wachsen; das vorherrschende Verhältniss scheint aber das zu sein, dass die Wurzeln in der Ebene des Keimbodens selbst fortwachsen, und zwar innerhalb dieser Ebene ohne eine bestimmte Richtung in Beziehung auf die Richtung der Rotation und unabhängig von der zufälligen Lage des Wurzelendes der Samen."

Die erste Hälfte des citirten Textes enthält, wie man sieht, einen richtigen Gedanken, die zweite Hälfte dagegen ist durchaus verfehlt. Die Annahme, dass eine langsam in vertikaler Ebene kontinuirlich rotirende Wurzel eine Spirale bilden müsse, wäre nur dann richtig, wenn die Wirkung der Schwere auf die Wurzel eine momentan eintretende wäre, was sie ja nicht ist. Die von Wigand „hin und wieder" gesehene Spiralkrümmung der Wurzel war aber sicherlich eine durch innere Störungen bewirkte Nutation, wie ich sie oft selbst gesehen habe. Dass die gesunde Keimwurzel bei langsamer, aber stetiger Rotation in vertikaler Ebene einfach gerade aus wachsen müsse in der zufällig gegebenen Richtung, ist Wigand entgangen; ich glaube nicht, dass es möglich ist, in der citirten Stelle die wahre Bedeutung der langsamen Rotation für ein geotropisches Organ zu finden.

In meinem Handbuch der Experimentalphysiologie von 1865 (p. 107) unterschied ich theoretisch zwei Fälle langsamer und nicht mit Centrifugalwirkung verbundener Rotation in vertikaler Ebene; der erste Fall war der:

„Wo die Langsamkeit dieser Rotation (mit Unterbrechung der Bewegung) so gross ist, dass die krümmenden Kräfte von Wurzel und Stengel an jedem Punkt der Bahn Zeit gewinnen, eine wirkliche Krümmung zu bewirken, und dass, bevor eine merkliche Vorrückung der Lage eintritt, auch die krümmungsfähigen Stellen durch Wachsthum fortrücken."

Was unter dieser bestimmten Bedingung eintreten müsse, suchte ich an einem Draht-Phantom klar zu machen; es ergab sich, dass Wurzel und Keimstengel spiralige Krümmungen machen müssen; jedoch nur unter den angegebenen Rotationsbedingungen, die ja bei Wigand's Versuchen nicht obwalteten.

„Als zweiten Fall, sagte ich weiter, denken wir uns nun, die senkrecht rotirende Ebene mache ihre Bewegungen wie vorhin stossweise, so dass keine Centrifugalwirkung entsteht, aber so schnell, dass die entgegengesetzten Stellungen, unten, oben, rechts, links, erreicht werden, bevor eine Krümmung und bevor ein merkliches Wachsthum eintreten konnte; hier wird **gar keine Krümmung** eintreten können, da nach Voraussetzung der Draht, der uns die Pflanze vertritt, immer bereits in der entgegengesetzten Lage angekommen ist, bevor die der vorigen entsprechende Krümmung eintreten konnte. Als dritten Fall denken wir die Rotation nicht mehr stossweise, sondern kontinuirlich fortschreitend und die Geschwindigkeit eines peripherischen Punktes so gross, dass eine merkliche Centrifugalwirkung entsteht, und dass zugleich die krümmungsfähigen Theile die entgegengesetzten Stellungen (oben, unten, rechts, links) so rasch durchlaufen, dass die Schwerkraft keine merkliche Wirkung erzielen kann; der Erfolg wird nun der sein, als ob die Schwerkraft gar nicht vorhanden wäre, und die Centrifugalkraft macht sich allein auf die krümmungsfähigen Theile geltend."

Es war in diesen Sätzen, wie ich glaube, zum ersten Mal der Gedanke, auf den es bei der langsamen Rotation in verti-

kaler Ebene allein ankommt, bestimmt ausgesprochen und es bedurfte jetzt keines weiteren Nachdenkens mehr, das Prinzip auch auf die Beleuchtung der wachsenden Pflanze anzuwenden. Leider war ich damals nicht in der Lage, einen Apparat für derartige Untersuchungen herstellen zu können. Dazu fand sich erst nach Einrichtung des Würzburger Laboratorium Gelegenheit.

Unterdessen hatte Hofmeister seine Aufmerksamkeit ebenfalls den Einwirkungen der Schwere und des Lichts auf das Wachsthum zugewendet und dann seine meist auf unvollständigen Wahrnehmungen beruhenden Ansichten darüber in der „Allgemeinen Morphologie der Gewächse" (1868) niedergelegt. Auf p. 582 heisst es daselbst:

„Zur genaueren Prüfung mancher der hier einschlagenden Thatsachen bedarf es aber entweder einer Vorrichtung, vermöge deren die Pflanze bei einseitiger Beleuchtung der Einwirkung der Schwerkraft völlig entzogen, oder einer solchen, vermöge deren sie allseitig gleichmässig beleuchtet wird, während die Schwerkraft, etwa zum Theil durch eine andere Kraft ersetzt (?), auf sie fort und fort einwirkt. Ein Apparat, welcher bei horizontaler Stellung der Rotationsachse die, nur in Richtung der Achse, von der Seite her beleuchteten Versuchspflanzen in angemessener Geschwindigkeit im Kreise herum führt, werde der ersten dieser Anforderungen genügen. Die Herstellung einer Maschine, welche eine Last von einigen Pfunden in solcher Weise lange dauernd Tag und Nacht bewegt, hat aber grosse praktische Schwierigkeiten. Mit einem durch Gewichte getriebenen Laufwerke kommt man nicht zum Ziel; die Reibung ist zu gross, die Last wird nicht bewältigt. Wo nicht eine Wasserkraft zur Verfügung steht, ist der Versuch sehr schwer ausführbar. Dagegen lässt sich das Experiment leichter so einrichten, dass die Versuchspflanzen, ausschliesslich von der Seite her, in horizontaler Richtung beleuchtet, um eine vertikale Rotationsachse kreisen. Dann erhalten die Versuchspflanzen gleichmässig Licht. Um der Beleuchtung die genügende Intensität zu geben, kann das Himmelslicht durch Spiegel aufgefangen und horizontal auf die Pflanzen geworfen werden. In solcher Weise habe ich eine Reihe von Experimenten ausgeführt, deren Ergebnisse im Folgenden ihres Orts mitgetheilt werden sollen. Die Zahl der Experimente liess sich bisher nicht weiter steigern, da jedes einzelne längere Zeit, mindestens 3 Wochen erfordert.

Bei dem zuletzt genannten Apparat waren Hofmeister's weiterhin von ihm beschriebene Versuchspflanzen zwar der heliotropischen Wirkung entzogen, dafür musste sich bei ihm aber die der Schwere und der Centrifugalkraft[1]), jene vertikal, diese horizontal wirkend, kombinirt geltend machen. Uebrigens hat sich Hofmeister über das derartigen Versuchen zu Grunde liegende Prinzip nicht ausgesprochen, speziell die Bedeutung der langsamen Rotation ohne Centrifugalwirkung ganz übersehen, wie aus der Bemerkung hervorgeht, dass der von ihm zuerst genannte Apparat schwierig zu konstruiren sei, was nur bei rascher Rotation der Fall sein würde.

Dass es dagegen leicht möglich ist, einen Apparat herzustellen, der bei langsamer Rotation um horizontale Achse die geotropische Wirkung gänzlich

1) Vergl. l. c. p. 590. Erklärung der Figur.

ausschliesst und, wenn im Finstern aufgestellt, auch die heliotropische beseitigt, davon überzeugte ich mich, als ich im Herbst 1871 in der Lage war, Apparate verschiedener Konstruktion zu diesem Zweck herstellen zu lassen; über die während des Winters 1871—72 damit erzielten Resultate berichtete ich in der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg am 16. März 1872 wie folgt:

„Werden Keimpflanzen in einem mit feuchter Luft gefüllten Recipienten befestigt, der sich um eine horizontale Achse kontinuirlich und gleichförmig, aber so langsam dreht, dass keine Centrifugalwirkung zu Stande kommt (eine Umdrehung in 10—20 Minuten), so kann die Gravitation keine Krümmung weder an der Wurzel noch am Stengel bewirken, weil nach und nach jede Seite des Organs gleiche Zeiten hindurch unten und oben liegt. Ist nun das Organ allseitig gleichwachsend, wie die Hauptwurzel und der Hauptstengel, so muss es in **jeder Richtung geradeaus** fortwachsen, die es zufällig oder absichtlich bei der Befestigung der Keimpflanze im Recipienten einnahm. Zahlreiche Versuche bestätigen diese Folgerung ausnahmslos. Aber auch bilaterale Organe wie die Nebenwurzeln, Blätter, können bei der langsamen Rotation um horizontale Achse keine von der Schwerkraft (oder dem Licht) bewirkte Krümmung erfahren; zeigen sie dennoch bestimmte Richtungsverhältnisse zu anderen Theilen oder gar Krümmungen, so müssen diese durch innere Ursachen des Wachsthums (unabhängig von Schwere und Licht) bewirkt sein. Man hat demnach an der langsamen Rotation ein bequemes Mittel, zu entscheiden, ob gewisse Richtungsverhältnisse und Krümmungen der Organe von äusseren oder von inneren Ursachen des Wachsthums bewirkt werden. Beispielsweise sei einstweilen angeführt, dass bei langsam rotirenden Keimpflanzen von Pisum der Stengel nicht in einer Flucht mit der Hauptwurzel liegt, sondern mit dieser nach rückwärts einen rechten oder spitzen Winkel bildet, weil das Wachsthum an der Vorderseite des Wurzelhalses aus inneren Ursachen stärker ist."

Ausführlicher und nochmals das Prinzip betonend, sprach ich mich über derartige Versuche 1874 in der Abhandlung über die Nebenwurzeln aus („Arbeiten" Bd. I p. 597 ff.)[1]), wo ich auch eine hinreichende Beschreibung des Apparats gab, mit dessen Hilfe ich den „Eigenwinkel" der Nebenwurzeln (l. c. p. 599 ff.) aufgefunden hatte (hier XXXII p. 876).

Denselben von mir konstruirten Apparat des hiesigen Laboratoriums benutzte Dr. Hermann Müller (Thurgau) zu seinen Untersuchungen über den Heliotropismus (Flora 1876 p. 67), um den Einfluss des Geotropismus zu beseitigen. Die horizontale Drehungsachse war dabei nach der Lichtquelle hingerichtet, so dass die in vertikaler Ebene rotirenden Pflanzen dem Licht immer dieselbe Seite zukehrten.

[1]) In dieser Sammlung XXXII, p. 877. Hiermit war die Theorie des Klinostaten gefunden, der Gedanke, um den es sich handelt, klargelegt, der Apparat zuerst von mir hergestellt und zur Feststellung wichtiger Thatsachen benutzt; auch den Namen habe ich dem Instrument gegeben. Ob man dieses in derselben oder in abweichender Form konstruirt, hat mit der Prioritätsfrage nichts zu thun. Zusatz 1892.

2. Die Beseitigung heliotropischer Krümmungen bei einseitiger Beleuchtung durch langsame Drehung um vertikale Achse ist in meinem Laboratorium seit mehreren Jahren in Gebrauch; ich habe bereits 1874 im I. Bd. der „Arbeiten", p. 597, diese Methode kurz erwähnt, und später ein auf einem tragbaren Gestell stehendes Pendel-Uhrwerk dazu benützt, Pflanzen, deren Wachsthumsgeschwindigkeiten gemessen werden sollten, auf einem horizontalen Teller rotiren zu lassen, um die Störungen durch heliotropische Krümmung zu vermeiden. Vines hat diesen von ihm benutzten, von mir konstruirten Apparat („Arbeiten des bot. Inst." II p. 135) abgebildet und beschrieben.

3. Bisher war die langsame Drehung um horizontale Achse zur Ausschliessung der geotropischen, und die um vertikale Achse zur Ausschliessung der heliotropischen Krümmung benutzt worden. Es ergab sich nun das Bedürfniss, wachsende Pflanzentheile gleichzeitig beiden Wirkungen zu entziehen, ohne doch sie vom Licht abzuschliessen, da durch den Lichtmangel die Ernährung gestört wird und es ja nur darauf ankommt, die durch das Licht bewirkten Krümmungen zu beseitigen. Es schien anfangs, als ob es sich hier um ein schwieriges Problem handle, das nur mit Hilfe kräftiger Maschinen, etwa einer Dampfmaschine zu lösen wäre. Weitere Ueberlegung ergab jedoch einen sehr einfachen Ausweg. Der genannte Zweck liess sich mit meinem alten Drehwerk ohne jede weitere Komplikation desselben erreichen; es kam nur darauf an, dasselbe am Fenster so zu stellen, dass die horizontale Rotationsachse parallel mit den Fensterscheiben lag, die vertikale Rotationsebene also rechtwinkelig zur Fensterfläche war.

Es leuchtet ein, dass in diesem Falle die an der Achse befestigten Pflanzen aus den mehrfach erwähnten Gründen keine geotropische Krümmung erfahren, aber auch, dass sie keine heliotropische machen können (sofern sie allseitig gleich heliotropisch empfindlich sind), da bei dieser Stellung der Rotationsebene jeder wachsende Pflanzentheil im Laufe einiger Minuten nach und nach von dem einfallenden Licht unter gleichen Winkeln von allen Seiten her getroffen wird; die Pflanzen verhalten sich also zum Lichtstrahl geradeso wie zur Schwere.

Der Apparat, wie ich ihn zu einer Reihe von Versuchen im Sommer 1878 benutzte, ist in der Hauptsache noch der alte, aber mit einigen Verbesserungen versehen. Ein starkes Uhrwerk mit Gewicht und Pendel ist auf der einen kürzeren Seite eines viereckigen Holzrahmens von 95 cm Länge und 71 cm Breite befestigt, der auf vier 120 cm hohen Beinen steht. Etwa 5 cm über dem Rahmen geht die Rotationsachse vom Uhrwerk über die Oeffnung des Rahmens hinüber zur entgegengesetzten Seite desselben. Die Achse besteht aus einem 20 mm dicken, 83 cm langen leichten Messingrohr; mittels eines vierkantigen Loches lässt sie sich auf eine vierkantige Verlängerung der Achse des grössten Rades des Uhrwerkes aufschieben; ihr

anderes Ende hat eine konische Höhlung, in welche das konische Ende einer horizontalen Schraube eingreift, welches als Zapfenlager dient; zieht man die Schraube zurück, so lässt sich die Messingachse leicht aus dem ganzen Appa-

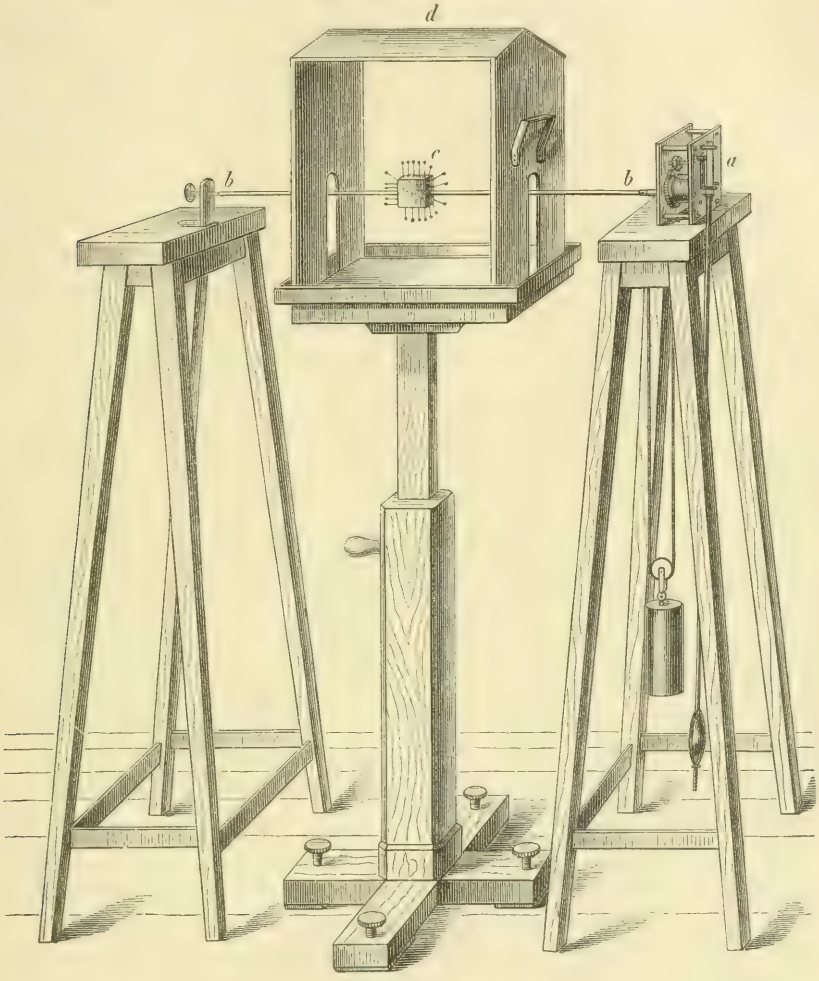


Fig. 87.

Eine spätere Form des von mir erfundenen Klinostaten (aus meinen „Vorlesungen" II. Aufl. p. 721) — *a* das Uhrwerk mit Gewicht und Pendel, welches die Achse *bb* in langsame Drehung versetzt; an dieser Achse ist hier bei *c* ein Brodwürfel (oder Torfstück) befestigt, auf dem ein Pilz (Phycomyces) wächst. — Der mittlere Theil der Achse ist mit dem Glasgehäuse *d* umgeben, welches auf einen mit Wasser gefüllten Untersetzer ruht, um die Luft in die Umgebung der Pflanze feucht zu erhalten. — Im Uebrigen vergl. den Text. Die Schraube links bei *b* dient zur Horizontalstellung der Achse. Zusatz 1892.

rat herausnehmen. Um sie mittels einer Wasserwage genau horizontal zu stellen (was auch mit dem Holzgestell geschehen muss), ist das die Schrauben-

mutter enthaltende Stahlstück selbst an einem auf dem Rahmen befestigten Fuss vertikal verschiebbar. In der Mitte hat die Achse eine Anzahl kleiner Löcher, in welche Stifte, an denen die Pflanzen befestigt sind, eingesteckt werden. Ausserdem lässt sich eine Messinghülse bis in die Mitte des (ein wenig konischen) Achsenrohrs aufschieben und dort befestigen; diese Hülse hat den Zweck, ähnlich wie ein Korkbohrer durch ein nasses Torfstück geschoben zu werden, in welchem sie fest stecken bleibt, worauf man den ausgebohrten Torfzapfen ausstösst und die Hülse auf die Achse schiebt. Das Torfstück (etwa ein Würfel von 6—7 cm Seite) kann als Keimboden für Samen benutzt werden; zur Kultur von Mukorineen ersetze ich den Torf durch ein Stück Brod. Das Uhrwerk giebt der Achse keine kontinuirliche, sondern eine in leisen Stössen erfolgende Bewegung, die dem Eingreifen der Zahnräder entsprechen; eine volle Umdrehung erfordert ca. 20 Minuten und das Gewicht sinkt dabei so langsam, dass das Uhrwerk nur alle 24 Stunden aufgezogen zu werden braucht (Fig. 87 ist eine spätere Form).

Mitten zwischen den vier Beinen des Holzrahmens ist ein starker Ständer aufgestellt, auf dessen oberer Platte (vertikal verschiebbar) eine viereckige Zinkschale von 50 cm Seite steht; in diese wird 1—2 cm hoch Wasser gegossen und nachdem der ganze Apparat hergerichtet ist, an der Achse die Pflanzen befestigt sind, wird nunmehr eine Art Glashaus oder Käfig so auf die Zinkschale gestellt, dass die Rotationsachse durch ihn quer hindurchgeht. Dieser Käfig hat den Zweck, den mittleren Theil der Achse, der die Pflanzen trägt, mit feuchter Luft zu umgeben; er besteht aus einem Zinkgestell, welches an den zwei Seiten, wo die Achse durchgeht, hohe Ausschnitte besitzt, die nach dem Ueberstülpen über die Achse genügend verschlossen werden können; die dem Fenster zugekehrte Vorder- sowie die Hinterwand und das Dach sind aus vier beweglichen Glasscheiben gebildet. Der Käfig ist ein Würfel von 45 cm Seite, das Dach aber aus zwei schiefen Glasscheiben gebildet. Da der Apparat in dieser oder in einer anderen Form wohl vielfach Verwendung finden dürfte, ist es erwünscht, ihn kurz bezeichnen zu können; ich schlage den Namen **Klinostat** dafür vor, ein Wort, welches andeuten soll, dass das Krümmen (*κλίνειν*) der Pflanzen dadurch sistirt wird.

Um den Apparat sofort einer scharfen Probe zu unterwerfen, wurden zwei Brodwürfel auf die Achse aufgeschoben, deren einer sorgfältig auf allen sechs Seiten mit Sporen von Phycomyces nitens, der andere mit solchen von Mucor mucedo besäet war. Ich wählte diese Pflanzen, weil ihre Fruchtträger in hohem Grade heliotropisch und zugleich geotropisch sind; unter den Versuchsbedingungen aber sollten sie weder eine heliotropische noch eine geotropische Krümmung zeigen. Am Nachmittag des 22. Juni begann der Versuch, die Temperatur war hoch (ca. 25° C.) und schon am Morgen des 24. zeigten sich die ersten Fruchtträger beider Arten; Nachmittags waren sie bereits ca. 1 cm hoch, am Abend 3 cm; am 25. waren die Träger Mittags be-

reits 6—7 cm lang; einem dichten Walde gleich standen sie auf allen sechs Seiten der beiden Brodwürfel senkrecht und waren vollkommen gerade; die auf den Kanten der Würfel stehenden hatten eine solche Lage, dass ihre Richtung den Winkel der Kante halbirte (vgl. Fig. 88 m^2). Nur an den Flanken der Brodwürfel, wo die Achse durch diese ging, bemerkte man eine leichte Krümmung der Fruchtträger, und zwar so, dass sie, rings um die Achse stehend, dieser ihre Konvexität zukehrten (Fig. 88 m^1, m^3); offenbar eine Folge des Umstandes, dass während jeder Umdrehung eine Anzahl von Fruchtträgern zeitweilig in den Schatten der Achse kam, daher von der (der Achse zugekehrten) Seite immer weniger beleuchtet wurde; diese weniger beleuchtete Seite wurde ein wenig konvex, ein Zeichen, wie stark der Heliotropismus dieser Mukorineen ist, und ein Beweis, dass der Apparat genau leistete, was er sollte; denn auf den vier anderen Seiten des Brodwürfels, welche eine Flächenzone um die Achse bildeten, war keine Spur einer heliotropischen oder geotropischen Krümmung zu bemerken.

Um die Probe auf die geotropische Empfindlichkeit zu machen, wurde am 25. Juni um 9 Uhr das Uhrwerk gestellt; die Achse drehte sich nicht mehr; eine grosse Zahl junger Fruchtträger kam im Laufe des Tages aus dem Brod hervor; sie wuchsen in sechs Stunden um 2—3 cm in die Länge und krümmten sich dabei sämmtlich vertikal aufwärts.

In einer Beziehung entsprechen die Bedingungen dieses Versuchs, sowie auch des folgenden, nicht streng den oben angestellten Anforderungen; insofern nämlich, abgesehen von dem oben über die beiden Flankenflächen Gesagten, die Pflanzen der Zonenfläche immer zeitweilig in den Schatten des ganzen Brodwürfels kamen und aus diesem wieder ins Licht eintraten, anstatt beständig gleich beleuchtet zu werden; allein diese Aenderung war für die betreffenden Seiten der Pflanzen symmetrisch gleich und konnte daher, wie der Versuch selbst zeigt, auch keine heliotropische Krümmung hervorrufen. Das den Pflanzen vom Südfenster her (etwa 0,5 m davon entfernt) zukommende Licht, z. Th. Sonnenlicht, fiel durch zwei Lagen feinen weissen Florpapiers, war also zerstreutes, aber sehr helles Licht.

Das Resultat dieses Versuchs war nun aber nicht nur insofern befriedigend, als Geotropismus und Heliotropismus durch das angewandte Verfahren gänzlich ausgeschlossen waren; es zeigte sich auch noch ein anderes Resultat; alle Fruchtträger (abgesehen von den Flanken der Würfel) standen auf dem Substrat senkrecht; dies ist offenbar nur insofern eine Wirkung des Ausschlusses des Heliotropismus und Geotropismus, als dadurch eben entsprechende Krümmungen vermieden wurden; aber warum wuchsen die Träger nicht in allen beliebigen Richtungen, warum gerade senkrecht auf den Flächen des Würfels? Diese Frage lässt sich einstweilen nicht genügend beantworten; ich werde aber weiter unten zeigen, dass auch auf ruhendem, nicht rotirendem Substrat unter Umständen eine ähnliche Erscheinung, wenn

auch unvollkommener, auftritt. Möglich dass verschiedene Ursachen dabei zusammenwirken und dass eine derselben in der gleichmässig um die Pflanze vertheilten Luftfeuchtigkeit zu suchen sein dürfte; nach gelegentlichen Wahrnehmungen bei Mukor-Kulturen scheint es nämlich, als ob ungleichmässige Vertheilung der Luftfeuchtigkeit die Fruchtkörper in ähnlicher Weise affizirte, wie die Wurzeln (Bd. I. p. 209 ff.); doch werden darüber weitere Versuche zu entscheiden haben[1]). An das Ergebniss des beschriebenen Versuchs knüpft sich aber noch eine weitere Frage; das Mycelium beider Mukorineen war nämlich ganz in das rotirende Brodstück hineingekrochen, ohne irgendwo aus demselben herauszuwachsen, was unter anderen, unten zu beschreibenden Umständen regelmässig geschieht. Jedenfalls lässt sich soviel sagen, dass sich das Mycelium in dieser Beziehung ähnlich verhält, wie echte Keimwurzeln, bei denen die Erscheinung wohl ohne Schwierigkeit auf die von mir früher beschriebene Wirkung feuchter Flächen und die Berührung eines festen Körpers zurückgeführt werden kann. Aber auch die Keimstengel phanerogamer Pflanzen verhalten sich wie die Fruchtträger der Mukorineen, insofern sie sich senkrecht auf alle Flächen des rotirenden Substrats zu stellen suchen.

Am 28. Juni wurde ein feuchter Torfwürfel Fig. 88 *T* auf die Achse des Klinostaten geschoben, dessen 6 Flächen mit Lepidium sativum und Linum usitatissimum besäet waren, d. h. die Samen adhärirten einfach an den Torfoberflächen. Um den später sich entwickelnden Kotyledonen mehr Licht zuzuführen, wurde diesmal ein grosser Spiegel hinter dem Apparate aufgesetzt, vertikal parallel mit dem Fenster. Bei der sehr günstigen Keimungstemperatur von fast konstant 25° C. waren schon nach 48 Stunden die Keimwurzeln 1—3 cm lang, auch das hypokotyle Glied von Lepidium 1—2 cm lang und die Kotyledonen fast entfaltet und grün. Die Wurzeln schmiegten sich den Oberflächen des rotirenden Torfwürfels fest an und waren mit Haaren dicht bedeckt; wo eine Wurzelspitze auf der Fläche hinwachsend über die Kante kam, da wuchs sie einige Millimeter frei in die Luft hinaus, bog dann aber nach der benachbarten feuchten Fläche hin, um sich an diese anzuschmiegen (Fig. 88 *r*, *s*). Manche drangen auch, indem sich ihre Spitze schief in die Torffläche einbohrte, immer tiefer in diese ein (*o*, *q*) und zuweilen geschah es, dass eine solche im Torf fortgewachsene Wurzel an einer anderen Fläche des Würfels wieder austrat (Fig. 88, *l*), um einige Millimeter in die Luft hinauszuwachsen und dann wieder nach der feuchten Fläche hinzubiegen[2]). Nach 7—8 Tagen waren die Wurzeln 5—8 cm lang; es

[1]) Meine späteren Erfahrungen lassen keinen Zweifel, dass diese Vermuthung richtig ist, dass die Sporangienträger der genannten Mukorineen negativ hydrotropisch sind. Zusatz 1892.

[2]) Entsprechend dem in Abhandlung XXXVI Gesagten.

hatten sich zahlreiche Nebenwurzeln gebildet, welche sich ganz wie die Hauptwurzeln verhielten. Die Wurzeln zeigten also alle die Erscheinungen, wie ich sie früher als Wirkungen feuchter Oberflächen beschrieben habe, die damals festgestellte Bedingung dieses Verhaltens, dass nämlich die umgebende Luft nicht vollkommen mit Wasserdampf gesättigt sein dürfe, war ebenfalls erfüllt, schon deshalb, weil der Käfig des Apparates an den Durchgangsstellen der Achse Oeffnungen von mehreren Quadratcentimetern Fläche besass.

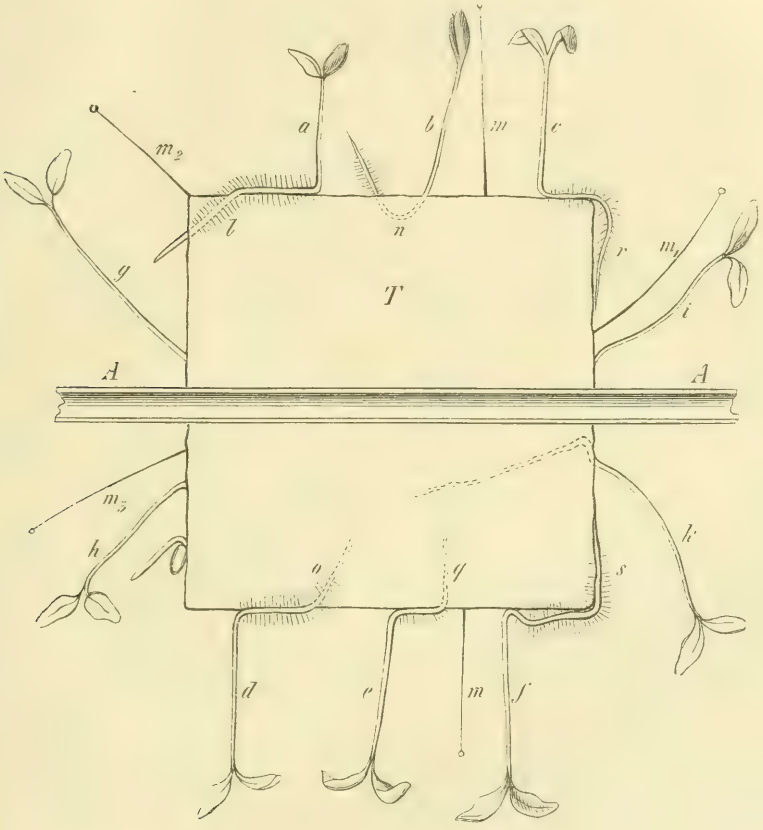


Fig. 88.

Ein Torfwürfel T auf der rotirenden Achse A des Klinostaten befestigt; a—k während der Rotation gewachsene Keimpflanzen von Lepidium sativum und Linum usit.; m—m_3 Fruchtträger von Mucor mucedo.

Die Keimstengel der rotirenden Pflanze waren anfangs vielfach gekrümmt, sie nutirten sehr stark, offenbar begünstigt durch den Umstand, dass ihr Wachsthum weder durch Schwere noch durch Licht affizirt wurde. Dabei trat aber schon in den ersten 48 Stunden die Thatsache deutlich hervor, dass sich alle Keimstengel von dem Substrat emporhoben und zwar vermöge

einer scharfen am Wurzelhals ausgeführten Krümmung. Später wurden die Keimstengel fast ganz gerade und standen dabei zum grössten Theil senkrecht auf den Würfelflächen. Doch trat auch hier wieder die oben bei den Mukorineen beschriebene Wirkung der Beschattung durch die Achse an den Flanken des Würfels ein; die Keimstengel krümmten sich alle von dieser weg (Fig. 88 *g*, *h*, *i*, *k*), ganz so wie einige Mukorfäden, die zufällig neben ihnen wuchsen (Fig. 88 m^2, m^3).

Das Eindringen der Wurzeln und des Myceliums in das rotirende Substrat ist unzweifelhaft eine Wirkung des feuchten Substrates selbst; wie die Aufrichtung der Fruchtträger und der Keimstengel, ihr vertikaler Stand auf den Wurzelflächen zu erklären sind, wurde schon angedeutet; jedenfall ist aber auch sie nur durch das Substrat irgendwie veranlasst oder modifizirt. Ganz rein kann die Wirkung des Klinostaten nur dann hervortreten, wenn die Keimpflanzen, wie bei meinen Versuchen von 1872, überhaupt nicht auf einem Substrat sich entwickeln, sondern mit Nadeln an der rotirenden Achse freischwebend befestigt sind. Ein Uebelstand des von mir benutzten Apparates liegt auch, wie gezeigt wurde, in der zu dicken Achse, die durch ihren Schatten das Wachsthum der Pflanzen auf den beiden Flanken des Substrat-Würfels stört und eine heliotropische Krümmung erzeugt, die auf den vier anderen Flächen nicht vorhanden ist.

Unter Umständen wird es nöthig sein, die rotirende Achse viel dünner zu machen, vielleicht auch durchsichtig, sie etwa durch ein dünnes Glasrohr zu ersetzen, um ihren Schatten zu vermeiden [1]).

Die Neigung, sich senkrecht auf das Substrat zu stellen, habe ich bei den negativ geotropischen Fruchtträgern von Pilzen schon früher wahrgenommen und zwar unter Umständen, wo der negative Geotropismus und etwaiger positiver Heliotropismus überwunden werden musste. Des ersten hierhergehörigen Falles erinnere ich mich aus dem Jahre 1859, wo ich in einem Gewächshaus auf der Unterseite eines hochhängenden Kastens, in welchem eine tropische Orchidee wuchs, einen grossen weissen Agarikus senkrecht abwärts wachsend antraf, den Hut nach unten gerichtet, den Stiel ohne die geringste Krümmung, obgleich die Stiele der Agarici, wie ich 1860 zeigte [2]), entschieden negativ geotropisch sind.

Ein zweiter Fall wurde mir 1870 bekannt. Ich hatte einen Brodwürfel mit Mukor besäet, ihn an einer langen Nadel aufgespiesst und diese in den Kork des hohlen Glasdeckels eines grossen Glascylinders (Arbeiten des bot. Inst. Bd. I. p. 387) so gesteckt, dass ein Brodwürfel in der Mitte des

[1]) Uebrigens ist diese Erscheinung bei den meisten Untersuchungen am Klinostaten ganz belanglos, die Flanken des Würfels können ausser Betracht bleiben. Zusatz 1892.

[2]) Vergl. Berichte der kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1860, p. 191.

Raumes schwebte, der durch Wasser am Boden feucht gehalten wurde; der Cylinder stand in einem Schrank, geschützt gegen Licht, wo er ganz ungestört einige Tage stehen blieb. Als ich ihn herausnahm, war ich nicht wenig überrascht, zu finden, dass die Fruchtträger des Mukor aus den vertikalen Würfelflächen horizontal in die Luft hinauswuchsen; um zu sehen, ob sie in der That nicht geotropisch seien, kehrte ich den Cylinder um, und liess ihn so im Finstern stehen und schon nach wenigen Stunden fand ich die jüngeren Träger mit ihren Köpfchen aufgerichtet, und was von jetzt ab nachwuchs, war deutlich geotropisch.

Ich hatte längst gewünscht, diese Beobachtungen zu vervollständigen, und im Frühjahr 1878 unternahm ich im Zusammenhang mit anderen Versuchen über die die Richtung des Wachsthums bestimmenden Ursachen eine Reihe von Versuchen mit Mucor mucedo und Phycomyces nitens. Brodwürfel von ca. 5 cm Seite (Fig. 89 *B*) wurden besäet und wie Fig. 89 mit langen Nadeln in grossen Präparatencylindern schwebend befestigt und durch eine Wasserschicht am Boden die Luft in dem gut geschlossenen Gefäss feucht erhalten, das Ganze sorgfältig verdunkelt und ohne Berührung oder Erschütterung ruhig stehen gelassen. Nach 2—3 Tagen (bei 16—20° C.) erschienen zuerst auf der oberen Horizontalfläche des Würfels (Fig. 89 *B*) zahlreiche Fruchtträger (*f*), die von vornherein ganz senkrecht wuchsen; etwas später kamen dann andere auch aus den vertikalen Seitenflächen des Würfels, die keineswegs sofort bei ihrem Austritt aus dem Substrat vertikal aufstiegen, sondern (wie Fig. 89 zeigt) in leichtem Bogem aufstrebten oder gar erst horizontal austraten und dann mehr plötzlich aufwärts bogen. Während dieser Zeit, aber auch später, war dabei sehr deutlich zu sehen, dass das Mycelium dieser beiden Mukorineen positiv geotropisch ist; es wuchs aus der unteren Horizontalfläche des Brodwürfels heraus in die feuchte Luft

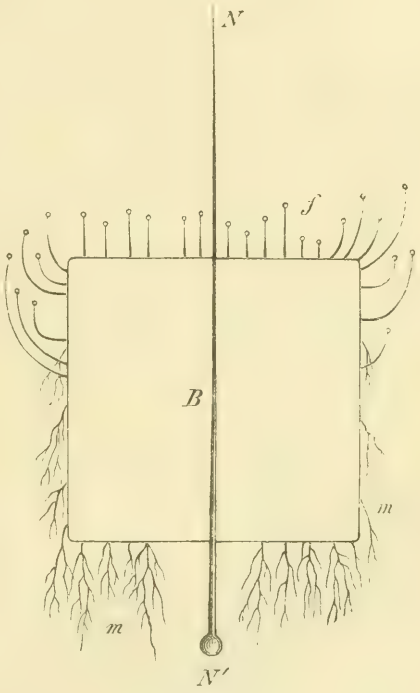


Fig. 89.
Ein Brodwürfel *B* an einer Nadel *NN'* befestigt und in feuchter Luft schwebend; *f* Fruchtträger von Phycomyces nitens; *mm* das Mycelium aus dem Substrat herauswachsend; 3 Tage nach der Aussaat.

und verzweigte sich hier vielfach (Fig. 89 *m*); auch aus den vertikalen Würfeloberflächen traten Büschel des Mycels hervor, die dann aber entschieden abwärts wuchsen. Dieses Mycelium verhält sich also ganz wie Wurzeln, die, wenn sie Gelegenheit haben, aus einem feuchten Substrat, dieses verlassend in die feuchte Luft hineinwachen, weil sie positiv geotropisch sind. Ich lege Werth auf diese bei jedem derartigen Versuch zu machende Beobachtung, weil van Tieghem[1]) den schon früher von mir behaupteten positiven Geotropismus des Mukormyceliums bestritten hat, und zwar deshalb, weil Mukor-Sporen, in einem hängenden Flüssigkeitstropfen gesäet, ihre ersten Schläuche in diesem („c'est à dire vers le haut") entwickeln. Das mag sein, allein wie soll das von mir erhaltene Versuchsergebniss anders als durch positiven Geotropismus erklärt werden? Dies schliesst ja auch nicht aus, dass das Mycelium für andere Einflüsse empfindlich ist; zudem scheint der Geotropismus des Mukormyceliums nicht sehr energisch zu sein; lässt man Sporen in einer dünnen Gelatineschicht keimen, welche auf einer vertikal stehenden Glastafel haftet, so wächst das Mycelium nach allen Seiten, auch aufwärts, doch so, dass der Umfang seiner Verzweigungen nicht genau kreisförmig wird, wie bei horizontaler Lage der Tafel, sondern etwas oval, nach unten ausgezogen. Ist nun der Geotropismus des Myceliums schwach und wird dieses, wie echte Wurzeln, von feuchten Oberflächen und von der Berührung mit festem Substrat affizirt, so kann jener durch diese Ursache leicht verdeckt werden.

Wende ich mich nun wieder zu den Fruchtträgern, so möchte ich sogleich erwähnen, dass van Tieghem l. c. angiebt, diese wenden sich, wenn die Sporen in einen hängenden Tropfen gesäet wurden, von letzterem weg, abwärts in die Luft; auch an den Brodwürfeln, in feuchter Luft treten (aber immer erst zuletzt) aus der unteren Horizontalfläche Fruchtträger hervor (Fig. 90), die zuweilen völlig vertikal abwärts auswachsen, öfter aber bei ihrer Verlängerung einen Bogen aufwärts machen (f^2). Van Tieghem bestreitet, dass der aufrechte Wuchs der Mukorträger unter normalen Verhältnissen durch negativen Geotropismus bewirkt sei; aber wie ist dann die oben angegebene ältere Beobachtung von mir, sowie die Aufwärtskrümmung der aus den vertikalen Flächen (f^1) und der Unterseite des Würfels kommenden Träger zu erklären? Wir werden vielmehr sagen müssen, dass so, wie die Wurzeln der Samenpflanzen und das Mycelium von Mukor neben ihrem positiven Geotropismus noch von anderen Kräften affizirt werden, die ihre Wachsthumsrichtung bestimmen, so ist es auch bei den Fruchtträgern der Mukorineen; wenn sie unter besonderen Umständen ihrem negativen Geotropismus nicht folgen, weil andere Kräfte stärker einwirken, so ist damit

[1]) Van Tieghem in Extrait de Bulletin de la Société botan. de France. 11. Febr. 1876, p. 57, Anm.

ihr Geotropismus ebensowenig widerlegt, wie etwa das Gewicht eines Stückes Eisen geleugnet werden könnte, weil es von einem Magneten schwebend erhalten wird.

Van Tieghem, der den Geotropismus der Mukorineen leugnet, sucht die Ursache ihrer Wachsthumsrichtungen in einer Eigenschaft, welche er „Somatotropismus“ nennt. Indem er die „Arkaden-Krümmungen der fruktifizirenden Stolonen von Absidia“ zu erklären sucht, kommt er zu dem Schluss: „Ce n'est donc (l. c. pag. 58), on le voit, ni comme milieu nutritif, ni comme source d'humidité, mais simplement comme masse, que le substratum agit sur le tube fructifère des Absidia“ u. s. w. Ferner: „De même nature, que l'influence de la pesenteur sur une racine principale, cette action de masse en diffère parce qu'elle ne s'exerce qu'à petite distance, qu'elle est limitée par consequent à la couche superficielle du sol“ u. s. w. Dies ist der Somatotropismus. Da die mit dieser Eigenschaft ausgestatteten Pflanzen, wie ausdrücklich hervorgehoben wird, durch die Aktion der Masse affizirt werden, so wäre der Somatotropismus eine Wirkung der Gravitation und nur eine andere Form des Geotropismus, der ja auch eine Wirkung der Masse des Erdkörpers ist; wir müssten demnach zweierlei Wirkungen der Masse oder der Gravitation unterscheiden; eine solche, welche der ganze Erdkörper ausübt, und eine zweite, die jeder an Masse dagegen verschwindend kleine Körper hervorbringt, wenn er in sehr kleiner, aber doch messbarer Distanz der Pflanze gegenübersteht. Daraus würde nun aber folgen,

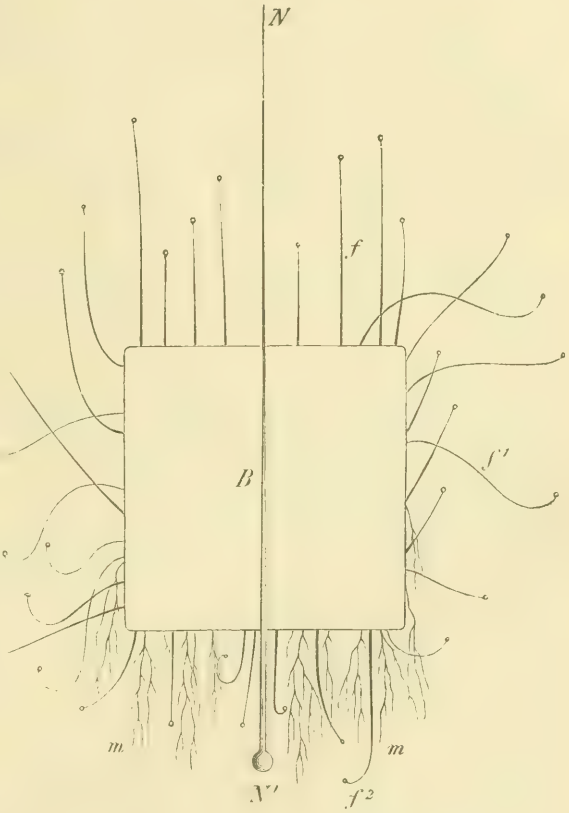


Fig. 90 wie Fig. 89, aber um 24 Stunden älter.

dass die Massenwirkung der ganzen Erde auf so eine Pflanze geringer wäre als die Massenwirkung eines kleinen Glasstückchens, oder die durch letzteres erzeugte Acceleration müsste viel grösser sein als der Werth g, was wohl Niemand zugeben wird. Wird diese Folgerung aber zurückgewiesen, so kann es sich bei dem „Somatotropismus" auch nicht mehr um eine Massenwirkung handeln.

Jedenfalls beweisen meine oben mitgetheilten Erfahrungen, dass die beiden genannten Mukorineen im Wesentlichen ganz dieselben Erscheinungen zeigen, wie die Keimpflanzen der Phanerogamen; das Mycelium verhält sich wie die Wurzeln, es ist positiv geotropisch, für den Einfluss feuchter Flächen (und wohl auch für die Berührung mit festen Körpern) empfindlich und dringt daher in das Substrat ein, auch wenn dieses langsam rotirt; die Fruchtträger der Mukorineen aber verhalten sich wie Keimstengel, sind negativ geotropisch und werden zugleich bei langsamer Rotation in vertikaler Ebene durch andere Kräfte so affizirt, dass sie sich auf den Substratflächen senkrecht zu stellen suchen.

Ganz so wie die Mukorineen, deren Geotropismus ich konstatire, während van Tieghem ihn leugnet, verhalten sich aber auch hoch entwickelte Pilze, deren negativer Geotropismus leicht zu konstatiren ist, wie folgender Versuch lehrt.

In einen Beutel von grossmaschigem Stramin wurde frischer Pferdedünger so eingefüllt, dass das Ganze eine Kugel bildete, die an dem Deckel eines grossen Präparatencylinders aufgehängt wurde, so dass sie in dem feuchten Raum desselben frei schwebte. Da die Ausbildung der kleinen Koprinus, welche sich regelmässig auf dem genannten Substrat entwickeln, durch das Licht bekanntlich begünstigt wird, einseitige Beleuchtung aber heliotropische Krümmungen verursacht haben würde, so stellte ich den Cylinder nicht ins Dunkle, sondern auf den Teller eines Drehwerkes, der sich in ca. 50 Minuten einmal in horizontaler Ebene umdrehte, wobei die Keimpflanzen von Phanerogamen sowie auch Mukor ganz gerade aufwärts wachsen, obgleich das Licht einseitig von einem Südfenster kommt. Aus dem kugeligen Substrat kamen nun zuerst nach einigen Tagen, durch die Maschen des Stramins austretend, sehr zahlreiche Pilobolusfruchtträger zum Vorschein, die, nur etwa 3—4 mm lang, auf der Kugelfläche senkrecht standen, d. h. auf der Unterseite der Kugel abwärts, an den Flanken horizontal u. s. w. waren. Einige Tage später erschienen nun auch sehr zahlreiche Koprinen, deren Stiele 6 – 8 cm lang, deren sich rasch entfaltende Hüte 10—15 mm breit wurden. Sie traten an allen Stellen der Kugel aus den Maschen des Stramins hervor; die meisten, zumal an den Flanken der Kugel, krümmten sich sofort nach ihrem Austritt scharf aufwärts; die auf der Unterseite der Kugel entspringenden dagegen wuchsen meist in der Richtung der Kugelradien schief abwärts, dabei eine leichte Krümmung nach oben zeigend, um

den Hut mehr oder weniger in seine normale Lage zu bringen, was oft durch eine kräftige Krümmung unmittelbar unter dem Hut gelang. Endlich traten auch einige Exemplare am untersten Theil der Kugel hervor und diese wuchsen ganz gerade abwärts, nicht einmal der Theil des Stiels dicht am Hut machte eine Krümmung, so dass der ganze Stiel und Hut umgekehrt, gewissermassen auf dem Kopfe stand. Es leuchtet aus dem in der folgenden Abhandlung über die geotropisch wirksame Sinuskomponente der Schwere zu Sagenden ein, dass gerade die von vornherein senkrecht abwärts wachsenden Exemplare am leichtesten ohne geotropische Krümmung bleiben müssen, weil bei ihnen die geotropisch wirksame Komponente der Schwere gleich Null oder doch sehr klein ist, während die jungen Pilze, welche ihrer ersten Anlage nach horizontal aus der Kugel hervorwuchsen, der Schwere den allergünstigsten Wirkungswinkel darboten und demgemäss auch sehr energische Aufwärtskrümmungen erfuhren.

Die Koprinus auf dem Pferdedung verhalten sich also gerade so wie die Mukor und Phycomyces auf den Brodwürfeln; sie unterlagen zwei sie richtenden Einwirkungen, von denen die eine unzweifelhafter Geotropismus ist, die andere aber, die von unbekannten Ursachen [1]) abhängt, die Vertikalstellung auf dem Substrat hervorzubringen sucht.

Wenn irgend eine Frage am Klinostaten ihre Lösung zu finden bestimmt ist, so wird es, wie ich glaube, die sein, durch welche Ursachen die Vertikalstellung auf dem Substrat hervorgerufen wird, weil durch diesen Apparat die Mitwirkung des Geotropismus wie des Heliotropismus ausgeschlossen werden kann. Einige von mir bereits in dieser Richtung unternommene Versuche mussten aus äusseren Gründen unbeendigt bleiben.

Würzburg, im Dezember 1878.

[1]) zum Theil aber vom Hydrotropismus. Zusatz 1892.

XXXVIII.

Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile.

1878.

Aus: Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. II. 1882. — Heft 2. 1879. p. 226 ff.

Hierzu Tafel VIII.

Wenn ein Pflanzenkörper, gleichgültig ob er zu den anatomisch einfachst gebauten oder zu den histologisch hoch organischen gehört, während seines Wachsthums Auszweigungen verschiedener Art erzeugt, so wachsen diese bekanntlich in verschiedenen Richtungen, sowohl verglichen unter sich, als auch in Bezug auf den Horizont des Standortes. Die Richtungsverschiedenheit wird bekanntlich durch äussere Einflüsse, Licht, Gravitation, auch Feuchtigkeit, dauernde Berührung, aber auch z. Th. durch die gegenseitige Abhängigkeit der wachsenden Theile von einander bestimmt; dabei ist die Thatsache von ganz hervorragender Bedeutung, dass verschiedene Theile derselben Pflanze unter ganz gleichen äusseren Bedingungen verschiedene Wachsthumsrichtungen einschlagen. Es ist daher nicht zweifelhaft, dass die innere Organisation (wenn auch nicht die sichtbare anatomische Struktur) der verschiedenen Theile es ist, welche die Art ihrer Reaktion auf gleiche äussere Einflüsse entscheidend bestimmt. Diese verschiedene Reaktionsfähigkeit der Pflanzentheile gleichen äusseren Einflüssen gegenüber will ich, um eine kurze Bezeichnung zu haben, die **Anisotropie der Pflanzentheile** nennen. In diesem Sinne sind also z. B. der aufrecht wachsende Hauptstamm und die abwärts wachsende Hauptwurzel einer Pflanze unter sich anisotrop (in diesem Falle antitrop); aber ebenso sind auch der vertikale Hauptstamm und seine schiefen oder horizontalen Aeste unter sich anisotrop; ganz dasselbe gilt von den vertikalen Hauptwurzeln und ihren schiefen oder horizontalen Nebenwurzeln. Um noch ein davon möglichst verschiedenes Beispiel anzuführen, sind der kriechende Stamm einer Caulerpa, ihre aufrechten Blätter und ihre abwärts wachsenden Wurzeln anisotrop unter sich, was zugleich zeigt, dass die Theile einer „einzelligen“

(besser nicht cellulären) Pflanze diese Eigenschaft ebenfalls besitzen; ganz dasselbe würden die aufrechten Fruchtträger und das horizontal oder abwärts wachsende Mycelium eines Mukor beweisen.

Es wird die Aufgabe der folgenden Zeilen sein, einige Erfahrungen und theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Anisotropie mitzutheilen. Bevor ich aber in speziellere Darlegungen eintrete, möchte ich noch eine Klassifikation der anisotropen Theile vorschlagen, nämlich die in der Ueberschrift bezeichnete Eintheilung derselben in orthotrope und plagiotrope. Orthotrop will ich diejenigen Theile nennen, welche sich unter ganz normalen Vegetationsbedingungen vertikal stellen, die aber unter Umständen zumal bei ungleichseitiger Beleuchtung auch schiefe Stellung annehmen können; dahin gehören also die gewöhnlichen aufrechten Hauptstämme, manche Blattstiele (z. B. von Sauromatum u. a.) und die abwärts wachsenden Hauptwurzeln. Letztere sind im Vergleich mit ersteren zwar anisotrop, aber doch ebenso wie jene orthotrop. Die orthotropen Theile sind im Allgemeinen solche, welche dem Licht und der Schwere[1]) gegenüber eine um die Längsachse herum allseitig gleiche Reaktionsfähigkeit besitzen, sich daher immer so zu stellen suchen, dass sie auf allen Seiten ihrer Längsachse gleichmässig beleuchtet und gleichmässig von der Schwere affizirt werden, was bei horizontaler Unterlage und allseitig gleicher Beleuchtung eben die senkrechte Stellung oberirdischer Theile bewirkt. Im Allgemeinen sind die orthotropen Organe zugleich diejenigen, deren Querschnitt radiär gebaut ist, d. h. so, dass von dem organischen Mittelpunkt ausgehend jedem Radius ein gleichartig organisirter, aber symmetrisch entgegengesetzter entspricht; doch werde ich weiterhin zeigen, dass unter Umständen auch solche Organe plagiotrop sein können.

Sind nun an einer gegebenen Pflanze die orthotropen Theile bekannt, so folgt sofort, dass alle unter gleichen äusseren Bedingungen anders gerichteten Theile plagiotrope sein müssen. Gewöhnlich sind plagiotrope Organe bilateral, aber nicht alle bilateralen sind plagiotrop. Man muss nämlich, um hier ins Reine zu kommen, zwei Arten der Bilateralität unterscheiden, einerseits diejenige, die sich überhaupt nur in der Bildung zweier symmetrischer Hälften des Organs ausspricht, wie es z. B. bei den Blättern der Irisarten der Fall ist, wo eine rechte und linke Vertikalfläche zu einander symmetrisch sind; ein derartiges Organ ist wenigstens bezüglich dieser beiden Flächen orthotrop. Andererseits ist die bei Weitem grösste Zahl der bilateralen Organe zugleich dorsiventral, womit ich die Eigenschaft bezeichne, dass ausser einer rechten und linken (meist symmetrischen) Hälfte eine Bauchseite und eine Rückenseite zu unterscheiden ist, deren Organisation mehr oder minder Verschiedenheit zeigt, wie bei dem Thallus der Marchan-

[1]) Auch wohl der Feuchtigkeit und Berührung gegenüber.

tien und den meisten Laubblättern. Derartige dorsiventrale Organe sind immer plagiotrop, weil sie gegen gleichartige äussere Einflüsse auf Bauch- und Rückenseite verschieden reagiren. Doch giebt es auch Beispiele, dass radiär gebaute Organe plagiotrop werden, wie die Laubsprosse von Tropaeolum, wo das Zusammenwirken von negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus die schiefe oder horizontale Lage verursacht.

Es ist nun jedenfalls eines der Hauptprobleme auf dem Gebiet der Anisotropie im Pflanzenreich, zu untersuchen, worin denn genauer betrachtet der Unterschied zwischen orthotropen und plagiotropen Theilen liegt.

Bekanntlich glaubte Frank[1] (1870) die Lösung des Problems in der Annahme zu finden, dass plagiotrope Theile eine eigenthümliche Polarisation der Zellhäute besitzen, vermöge welcher sie von Schwere und Licht so affizirt werden, dass die Wachsthumsachse des betreffenden Organes sich zum einfallenden Licht oder zur Richtung der Schwere quer stellt. Er unterschied daher zwischen longitudinalem und transversalem Geotropismus und Heliotropismus. Abgesehen von dem auffallenden Umstand, dass nach Frank eine solche Polarisation zwar für den transversalen, nicht aber für den longitudinalen Geotropismus und Heliotropismus nöthig sei, lässt sich der von ihm aufgestellte Unterschied also etwa in ähnlicher Weise auffassen, wie der Unterschied zwischen paramagnetischen und diamagnetischen Körpern.

Diese Ansicht erfuhr bald darauf von de Vries eine eingehende und, wie ich überzeugt bin, durchschlagende Widerlegung[2], die im Wesentlichen darauf hinausläuft, dass Frank's Annahme zweier ganz verschiedener Arten von Geo- und Heliotropismus in den von Frank citirten Fällen ganz unnöthig ist, da der Plagiotropismus der betreffenden Theile durch dieselben geotropischen und heliotropischen Eigenschaften sich erklären lasse, wie diese den orthotropen Theilen zukommen; nur werden in diesen Fällen durch gleichzeitige Einwirkung von longitudinaler Epinastie zuweilen durch Belastung und tordirende Ursachen den Theilen plagiotrope Richtungen aufgenöthigt. Diese letzteren sind nach de Vries resultirende Richtungen aus verschiedenen krümmenden Komponenten. Als Prinzip machte de Vries überhaupt geltend, dass wachsende Pflanzentheile im Allgemeinen gleichzeitig verschiedenen krümmenden Einwirkungen ausgesetzt sind, und dass daher die wirklich zu Stande kommende Krümmung oder Richtung eines Theils als eine aus verschiedenen Ursachen resultirende aufzufassen ist, ein Prinzip, welches dadurch keine Ausnahme erleidet, dass in einzelnen Fällen gewisse Einflüsse nur unmerklich, in anderen aber so überwiegend sich geltend machen, dass andere dagegen vernachlässigt werden können, nur ist es natürlich Aufgabe der Forschung, zu untersuchen, ob dies in einem gegebenen Falle sich so verhält.

Von seiner Untersuchung über die Ursachen des Plagiotropismus hat de Vries die von Frank für seine Theorie ebenfalls herbeigezogenen Marchantien und Jungermannien ausdrücklich ausgeschlossen. Dieser Umstand, in Verbindung mit manchen neueren Wahrnehmungen über das Verhalten plagiotroper Theile[3], veranlasste mich,

[1] Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870.

[2] Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. I, p. 223, worauf Frank's Erwiderung, botan. Zeitung 1873 erfolgte, die durch de Vries, Flora 1873, beantwortet wurde.

[3] Besonders interessant waren mir Stahl's weiter unten ausführlich mitzutheilende Beobachtungen an Endocarpon pusillum, die ihn zu der Vermuthung führten,

gerade die Marchantien, die, wie sich bald herausstellte, als Typus für zahlreiche Thallophyten und Muscineen gelten können, einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, deren Resultate abermals gegen Frank's Theorie vom tranversalen Geotropismus und Heliotropismus sprechen und das von de Vries vertheidigte Prinzip zu erweiterter Geltung bringen. Aber ganz abgesehen davon bieten Marchantia und die betreffs der Anisotropie ähnlichen Formen so viel des Lehrreichen und bisher nicht Beachteten, dass das hier Mitzutheilende einiges Interesse beanspruchen darf[1].

Indem ich aber zugleich einige Phanerogamen, besonders den Epheu, betreffs ihres Plagiotropismus untersuchte, fanden sich eine Reihe von Thatsachen, die bisher nicht näher untersucht sind und manche neue Gesichtspunkte darbieten.

Indem ich andererseits diese Ergebnisse theoretisch zu bewältigen suchte, waren es ganz besonders zwei Fragen, die ich einer Lösung näher gebracht zu haben glaube; nämlich zuerst die Frage, warum plagiotrope Pflanzentheile oft wirklich oder nahezu rechtwinkelig zum einfallenden Licht oder zur Richtung der Schwere gestellt sind, ohne doch im Sinne Frank's transversal heliotropisch zu sein; und zweitens, wie es geschieht, dass ganz unbedeutende Veränderungen in der äusseren Form plagiotroper Organe im Stande sind, dieselben orthotrop zu machen, und vice versa.

I. Marchantia polymorpha und ähnliche Formen.

§ 1. Anisotropie der Theile von Marchantia unter normalen Vegetationsverhältnissen.

Wenn die Pflanze auf horizontalem oder wenig geneigtem Boden bei allseitig gleicher oder doch beinahe gleicher Beleuchtung im Freien wächst, so sind die bekannten breiten Thalluslappen dem Boden mit ihrer Unterseite dicht angepresst, also in der Hauptsache horizontal oder quer gestellt zur Resultante den einfallenden Lichts und zur Richtung der Schwere; sie sind also plagiotrop. Die Wurzelhaare dagegen sind streng orthotrop, senkrecht abwärts in den Boden eindringend; fruktifizirt die Pflanze, so steigen die annähernd stielrunden Träger der männlichen und weiblichen Hüte senkrecht empor, sie sind ebenfalls orthotrop, aber im entgegengesetzten Sinne wie die Wurzeln. Auch die Antheridien und Archegonien sind entgegengesetzt anisotrop, jene stehen aufrecht in ihren Höhlungen des Hutes; die Archegonien dagegen sind abwärts gekehrt; letzteres gilt auch von den

..dass die zu dem einfallenden Licht senkrechte Richtung eines Pflanzentheils durch den positiven Heliotropismus seiner einzelnen Komponenten bedingt würde"; eine Ansicht, die ebenso wie das von de Vries geltend gemachte Prinzip gegen die Hypothese des Transversal-Heliotropismus gerichtet ist.

[1]) Die im Text in kleinen Typen gesetzten Stellen entsprechen zwar dem damaligen Stand der Frage, können jetzt aber als veraltet gelten; jedenfalls würde ich sie gegenwärtig ganz anders fassen. Zusatz 1892.

Sporogonien. — Die Brutknospenbehälter, welche besonders reichlich auf den nicht fruktifizirenden Thalluslappen entstehen, den fruktifizirenden zuweilen ganz fehlen, stehen aufrecht, sind orthotrop. Die Brutknospen selbst, solange sie noch auf ihren Stielen sitzen (mit dem plagiotropen Thallus verbunden sind), sind, wenn man auf ihre beiden Vegetationspunkte Rücksicht nimmt, weder plagiotrop, wie der Thallus, noch orthotrop wie die Hutstiele; sie sind vielmehr in dieser Beziehung neutral, indem sie die beiden flachen Seiten, deren eine später zur Unterseite wird, vertikal haben und zugleich die Verbindungslinie ihrer Vegetationspunkte horizontal liegt; sie sind eben nicht dorsiventral, wie der Thallus, sondern nur bilateral, da die beiden flachen Seiten gleichartig beschaffen sind und es, wie Pfeffer gezeigt hat[1]), ganz von äusseren Umständen abhängt, welche Seite später Wurzeln treibt. Auch die beiden organischen Enden, die beiden Endpunkte der Wachsthumsachse, welche die beiden Vegetationspunkte der Brutknospe verbindet, sind einander gleich (nicht wie Basis und Scheitel verschieden); dies zeigt die sichtbare Organisation und die Thatsache, dass Brutknospen, auf günstigem Boden ausgesäet, regelmässig aus beiden Einbuchtungen gleich starke, nach entgegengesetzten Richtungen wachsende Sprosse erzeugen. Die Anisotropie der Marchantia lässt sich also durch folgende Tabelle übersichtlich darstellen:

1. Thallus — plagiotrop und dorsiventral;
2. Wurzeln — orthotrop abwärts und radiär;
3. Träger — orthotrop aufwärts u. durch Einrollung fast radiär
4. Archegonien — orthotrop abwärts und radiär;
5. Antheridien — orthotrop aufwärts und radiär;
6. Brutkörbchen — orthotrop aufwärts und radiär;
7. Brutknospen — neutral, weder orthotrop noch plagiotrop (Längsachse isopolar); Symmetrieebene vertikal.

§ 2. Wachsthum auf verschieden geneigten Flächen.

So lange man die Anisotropie der verschiedenen Theile nur an der unter normalen Vegetationsbedingungen wachsenden Pflanze kennt, lässt sich darüber weiter nichts aussagen, als was soeben mitgetheilt wurde. Kommt es darauf an, die Ursachen der Anisotropie aufzufinden, so müssen die Pflanzen unter Umständen kultivirt werden, wo die resultirende Lichtrichtung mit der Schwere oder der an ihre Stelle zu setzenden Centrifugalkraft unter verschiedenem Winkel auf die Pflanze einwirkt. Abgesehen von zahlreichen aus Brutknospen und Sporen erzogenen Kulturen auf Gartenerde in Töpfen wurden zu diesem Zweck zahlreiche Aussaaten von Brut-

[1]) Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. I, p. 77.

knospen auf Torfstücken gemacht, welche mit Nährstofflösung getränkt, dann in Quellwasser gewaschen und endlich ausgekocht waren. Derartige Kulturen gedeihen vortrefflich und liefern sehr kräftige, fruktifizirende, auch mit Körbchen reich besetzte Pflanzen. Die Torfstücke hatten immer, und dies ist die Hauptsache, die Form von gewöhnlichen parallelepipedischen Ziegeln von 14—15 cm Länge, 4—5 cm Höhe und Breite, welche so gelegt wurden, dass eine Langseite vertikal, eine andere (Oberseite) horizontal lag und zwar so, dass das Licht diese beiden Seiten ungefähr unter 45° Neigung traf. Diese beiden Seiten des Ziegels wurden mit Brutknospen besäet; ebenso aber auch die rechte und linke kleinere Fläche (Flanke) des Ziegels, die so lag, dass das einfallende Licht parallel mit diesen Flächen neben ihnen hinstrahlte.

Jeder derartig vorgerichtete Torf-Ziegel lag auf einer viereckigen Zinkschale (auf einer dicken Glastafel, um den Ziegel mit dieser abheben zu können, ohne ihn zu berühren) und wurde mit einem kubischen Zinkkasten von ca. 25 cm Seite bedeckt, um feuchte Luft zu erhalten und die Beleuchtung zu reguliren; an den Zinkkästen besteht nämlich je eine der Seiten aus Glas; durch diese Scheibe allein fällt Licht ein, und um das im Kasten selbst reflektirte Licht möglichst zu schwächen, ist dieser innen schwarz angestrichen.

So hergerichtet standen die Apparate meist vom April bis in den August vor oder im geöffneten Nordfenster, zuweilen an Südfenstern. Um die aus dem Geotropismus und Heliotropismus resultirende Richtung von Pflanzentheilen, welche in Bezug auf beide sehr empfindlich sind, kennen zu lernen, liess ich öfter auf den Torfziegeln kleine Gräser keimen, die sich so stellten, dass sie mit dem Horizont einen Winkel von ungefähr 45° bildeten; auf der Oberseite sowohl wie auf der beleuchteten Vorderseite des Ziegels hatten sie daher ebenfalls eine Neigung von ungefähr 45°. Es ist hierbei vorausgesetzt, dass die Beleuchtung während der Sommermonate eine recht kräftige, wenn auch nicht näher bestimmte war. Die Kultur der Marchantien wurde immer so lange fortgesetzt, bis die Thalluslappen 3—5, auch 6 cm lang, 1—2, auch 2,5 cm breit waren, und meist trat schliesslich die Bildung von Hüten ein.

Vorausgesetzt, dass die Apparate während dieser Zeit von 4—6 Wochen ruhig und unverrückt stehen blieben, ergab sich nun ganz übereinstimmend ein Resultat, welches sich wohl am einfachsten durch die schematische Fig. 91 veranschaulichen lässt. Das Quadrat repräsentirt die eine vertikale Flanke des Torfziegels, welche von dem schief einfallenden Licht nur gestreift wird. Die Vorder- und Oberseite des Ziegels sind in feineren Linien perspektivisch angedeutet; ebenso die Umrisse der Thalluslappen-Paare von zwei Pflanzen, deren Jedes aus einer Brutknospe erwachsen ist, die eine Pflanze auf der Vorderseite, die andere auf der Oberseite des Ziegels. Ebenso sieht man

auf der dem Leser zugekehrten Flanke (Quadrat) einige perspektivisch verkürzte Figuren von Thalluslappen, die man sich so zu denken hat, dass sie dem Ziegel theils anliegen, theils aber frei (gegen den Beschauer) vorspringen; letzteres sind die mit den schwarzen Strichen bezeichneten. Uebrigens soll der in dünnen Strichen gehaltene perspektivisch gezeichnete Theil der Figur nur zur besseren Orientirung dienen. Das, was eigentlich dargestellt werden soll, liegt in den dicken schwarzen Strichen, die so aufzufassen sind, als ob sie Längsschnitte durch die zwei fruktifizirenden Pflanzen darstellten; die durch die abstehenden Thalluslappen der uns zugekehrten Ziegelflanke gelegten dicken Striche würden dagegen Querschnitte derselben darstellen. Oder mit anderen Worten: die dicken Striche bezeichnen überall die Projektion der Pflanzen auf eine durch den Ziegel vertikal gelegte Ebene. Die männlichen und weiblichen Hüte, Wurzeln und Brutkörbchen sind hinreichend kenntlich. Die senkrechten Pfeile bezeichnen die Richtung der Schwere und die schiefen ungefähr die resultirende Lichtrichtung.

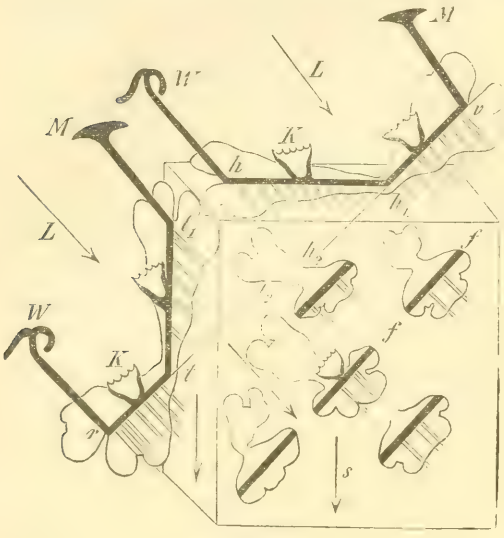


Fig. 91.

Unter diesen Bedingungen besagt nun unser Schema betreffs der Anisotropie der einzelnen Theile Folgendes:

1. Die orthotropen Theile der Marchantien, nämlich die Infloreszenzträger, die Wurzelschläuche und die Körbchen sind dem schief einfallenden Licht entsprechend schief gerichtet; also ziemlich genau so, wie auch ein Graskeim neben den Pflanzen sich richten würde, der gleichzeitig dem Geotropismus und dem Heliotropismus bei schiefer Beleuchtung unterliegt. Man bemerkt, dass die Träger unmittelbar unter dem Hut ein wenig mehr aufwärts gekrümmt sind, offenbar in Folge der durch den Hut selbst bewirkten Beschattung, wodurch die heliotropische Wirkung geschwächt und die geotropische Aufrichtung weniger gehindert wird. Die Brutkörbchen stellen ihre Längsachse ähnlich wie die Stiele der Fruchtträger; doch oft etwas mehr der Vertikale angenähert, was besonders an den Thalluslappen der Vorderseite oft deutlich zu sehen ist.

In wieweit die schiefe Richtung der Wurzelschläuche als Resultirende von Geotropismus und Heliotropismus erklärt werden kann, oder ob hier

noch andere Faktoren mitwirken, kann ich gegenwärtig nicht bestimmen. Diese Frage mag ebenso, wie die nach den Richtkräften der Archegonien und Antheridien späterer Beobachtung vorbehalten bleiben.

2. Die plagiotropen Thalluslappen nehmen, soweit es die feste Unterlage gestattet, bei kräftiger Beleuchtung eine Lage an, welche ungefähr rechtwinkelig zu der Richtung der orthotropen Träger steht; so der hintere Lappen auf der Oberseite des Ziegels und der untere Lappen auf der Vorderseite desselben; ebenso die frei abstehenden Lappen der (zugekehrten) Flanke. Diese Lappen haben sich in Folge der schiefen Beleuchtung aufgerichtet, also vom Substrat abgelöst, so dass ihre Wurzeln nicht in dieses eindringen, sondern frei in die Luft wachsen[1]). Unser Schema zeigt nun ferner, dass der dem Licht zugekehrte Thalluslappen auf der horizontalen Oberseite des Ziegels ebenso wie der aufwärts gerichtete Lappen auf der vertikalen Vorderseite desselben dem Substrat fest anliegt, so dass auch die Wurzeln ohne Weiteres in dieses eindringen[2]). Sowohl die anliegenden wie die abstehenden Lappen auf der Ober- und auf der Vorderseite des Ziegels sind so gerichtet, dass ein Querschnitt horizontal liegen würde; dagegen haben die frei abstehenden Lappen auf der Flanke des Ziegels, wie man sieht, eine solche Lage, dass der Querschnitt schief steht, aber nahezu rechtwinkelig zum Licht und zu der Richtung der orthotropen Theile. Die aufwärts wachsenden, dem Substrat theilweise anliegenden Thalluslappen auf der Flanke des Ziegels heben die hintere Längshälfte von dem Ziegel ab und suchen diese ebenfalls rechtwinkelig zum Licht zu stellen, während die vordere Längshälfte sich ihm dicht anschmiegt.

Diese Thatsache, dass sich gewisse Thalluslappen dem Substrat möglichst fest anschmiegen, andere sich unter derselben schiefen Beleuchtung davon abheben, giebt dem Gesammtbild einer derartigen Kultur etwas anscheinend Unregelmässiges, anfangs scheinbar Unerklärliches. Allein ausgehend von dem Satze, dass bei hinreichend heller schiefer Beleuchtung die plagiotropen Thalluslappen sich mit der Oberseite rechtwinkelig zum resultirenden Strahl zu stellen suchen, wenn sie daran nicht durch das feste Substrat gehindert werden, findet man bald, dass sich alle Sprosse so verhalten, wie es die Umstände eben gestatten. Man denke sich einen Thalluslappen von einer Nadel senkrecht durchbohrt; man stelle die Nadel schief (unter etwa 45°) auf die Vorderseite oder Oberseite des Torfziegels so, dass die Nadel den Lichtstrahl repräsentirt, und drehe nun die Nadel, auf

[1]) Frank's Angabe (l. c. p. 66), dass die Marchantien und Jungermannien sich der Oberfläche des Substrats in jeder Richtung anschmiegen, mag für andere Beleuchtungsverhältnisse zutreffen; allgemein richtig ist sie aber nicht, wie aus einer späteren Bemerkung von Frank selbst hervorgeht.

[2]) Ob diese ganz im Substrat verborgenen, also nicht beleuchteten Wurzeln die in der Figur angedeutete Richtung haben, ist fraglich, nur hypothetisch angenommen.

welcher der Thallus festsitzt, um ihre Achse; dabei kommt der Lappen bald in solche Lage, dass er sich dem Substrat fest anschmiegen, bald in solche, dass er davon frei abstehen muss. Ebenso erhält man die entsprechenden Lagen, wenn man die Nadel mit dem daran befestigten Lappen neben die Flanke des Ziegels so stellt, dass sie dieser parallel und gegen den Horizont um 45° geneigt ist. Bei diesem Verfahren vertritt die Nadel gewissermassen den resultirenden Lichtstrahl, auf welchem der Thallus so lange senkrecht bleibt, als er nicht durch das Substrat gehindert wird.

Fig. 92.

Dasselbe lehren Sporenaussaaten auf rauher Erde bei schiefer Beleuchtung (Fig. 92 A B). Zwar stehen alle die jungen herzförmigen Pflänzchen so dass sie ihre organische Oberseite dem Lichte nahezu rechtwinkelig zukehren, sonst aber ist ihre Lage sehr mannigfach. Die Mehrzahl steht mit der Einbuchtung schief aufwärts nach hinten (Schattenseite), andere aber kehren dieselbe seitwärts, noch andere vorwärts (nach der Lichtseite). Auch hier erhält man die allgemeine Regel, wenn man sich eines der herzförmigen Pflänzchen rechtwinkelig an eine Nadel befestigt denkt, diese in die Richtung des einfallenden Strahles stellt und um ihre eigene Achse rotirt. Das Pflänzchen nimmt so verschiedene Lagen an, bleibt aber immer rechtwinkelig zum einfallenden Licht [1]).

Dem Gesagten entspricht es auch, dass, wenn der angeschmiegte Thalluslappen der Oberseite in Fig. 91 über die Kante des Ziegels hin fortwächst, er weder horizontal bleibt, noch sich mit seinem über die Kante hinausragenden Theile der vertikalen Vorderseite des Ziegels abwärts anschmiegt; beides geschieht nicht; vielmehr krümmt sich der über die Kante vorragende Theil schief abwärts, bis er ungefähr rechtwinkelig zum Licht steht; ganz entsprechend verhält sich mutatis mutandis der aufwärts wachsende Lappen auf der Vorderseite des Ziegels, wenn er über die Kante hinaufwächst; er legt sich schief über die Oberseite des Substrats, ohne ihr angeschmiegt zu sein, ungefähr rechtwinkelig zum Licht. Denkt man sich daher, unser Torfziegel wäre sehr weich und nachgiebig oder gar nicht vor-

1) Vergl. hiermit Leitgeb, „Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht“ in Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. 74. 1876.

handen, so würden die beiden in Fig. 91 ihm angeschmiegten Thalluslappen sich so stellen; dass sie in die Lage der Linie $h^1 h^2$ und $l t^2$ kämen; d. h. beide Pflanzen würden dann ihrer ganzen Länge nach rechtwinkelig zum Lichtstrahl stehen. Wäre nun die Vorderseite des Ziegels nicht vertikal, sondern etwa unter 45^0 geneigt, so würde die ganze Pflanze bei unveränderter Beleuchtung dem schiefen Substrat angeschmiegt sein, was entsprechende Kulturen auch wirklich zeigen.

Bevor ich den Plagiotropismus des Thallus weiter beschreibe, möchte ich auf eine Thatsache aufmerksam machen, die anfangs überrascht, sich aber, wie ich glaube, genügend erklären lässt. Es zeigt sich nämlich bei älteren Kulturen immer, dass die angeschmiegten Thalluslappen kräftiger fortwachsen, zumal länger werden, als die frei abstehenden, die übrigens anfangs auch sehr kräftig wachsen. Vom Licht oder einem Einfluss der Schwere auf das Wachsthum unmittelbar kann die Erscheinung nicht herrühren, wie die Richtungsverhältnisse sofort zeigen. Ich glaube, es liegt einfach an der Ernährung durch die Wurzeln. Die angeschmiegten Lappen senken dieselben tief in das nährende Substrat und wachsen daher auf die Dauer (wenn auch nicht anfangs) kräftiger, als die frei ragenden Lappen, deren Wurzeln nur anfangs das Substrat erreichen, später aber frei in die Luft ragen.

Betreffs der Beurtheilung der Anisotropie der Pflanzentheile können wir ausserdem aus dem bisher Gesagten eine Regel ziehen. Wächst ein Spross auf horizontalem Substrat diesem angeschmiegt mit seinem Scheitel dem schief einfallenden Lichte zu, so ist dies nicht etwa als ein Zeichen von positivem Heliotropismus zu betrachten, denn ich werde zeigen, dass die Marchantiasprosse in gewissem Sinne negativ heliotropisch sind.

§ 3. Versuch einer Erklärung des Plagiotropismus von Marchantia.

Die Thatsache, dass die Thalluslappen bei günstiger, d. h. ziemlich intensiver Beleuchtung sich dem resultirenden Lichtstrahl nahezu rechtwinkelig entgegenzustellen suchen, könnte in der That auch einen Gegner des transversalen Heliotropismus stutzig machen; die Erscheinung hat etwas ungemein Frappantes. Bei langer Beschäftigung mit unserer Pflanze macht man aber freilich Wahrnehmungen, welche jeden Gedanken an den Transversalheliotropismus vernichten müssen. Sinkt z. B. die Lichtstärke auf eine gewisse Tiefe herab, so stellen sich die aufragenden Sprosse auf der Oberseite des Torfziegels im Kasten nicht mehr schief, d. h. rechtwinkelig zum einfallenden Licht, sondern sie werden senkrecht, dabei auf der Oberseite etwas konkav. Dies geschieht bei einer Lichtintensität, welche zur Ernährung noch ausreicht, und wobei kein Zeichen von Etiolement eintritt. Sinkt die Lichtstärke noch tiefer hinab, so werden die sonst 10—20 mm breiten Thallus-

lappen an den weiter wachsenden Theilen sehr schmal, 2—3 mm breit und diese schmalen Theile, die aber noch satt grün gefärbt sind, krümmen sich nunmehr dem schief einfallenden schwachen Lichte so entgegen, wie es sonst die orthotropen Fruchtträger thun, sie verhalten sich wie gewöhnliche positiv heliotropische Pflanzentheile. Dass vollständig etiolirte, im Finstern erwachsene Marchantiasprosse ebenfalls schmal und rinnig (nicht flach) werden, dabei vertikal aufwärts gerichtet, also negativ geotropisch sind, hat schon Frank gefunden, so wie er auch angiebt, dass diese etiolirten Sprosse einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sich verschieden verhalten, je nachdem ihre morphologische Unter- oder Oberseite beleuchtet wird[1]); im ersteren Falle wird die beleuchtete Seite konkav, im anderen nicht.

Der hier nun zu machende Versuch, den Plagiotropismus der Thalluslappen von Marchantia als Resultat verschiedener äusserer Einwirkungen zu erklären, würde nur dann zu einem ganz befriedigenden Resultat führen, wenn man die einzelnen hier thätigen Kräfte nach Richtung und Intensität genau messen könnte. Die Richtung und Intensität der Schwere ist zwar in jedem Falle bekannt und direkt zu verwerthen; aber die Intensität der Schwere ist nicht mit der Grösse des Geotropismus zu verwechseln; diese hängt von specifischer Empfindlichkeit des Pflanzentheils für die Gravitation ab; ebenso wie die Wahrnehmung eines Tones durch das menschliche Ohr nicht nur von der Stärke des ersteren, sondern auch von der Empfindlichkeit der Hörnerven; oder wie die photographische Wirkung nicht nur von der Intensität des Lichts, sondern auch von der Empfindlichkeit der Substanz abhängt. Mit anderen Worten, der Geotropismus wird durch die Schwere gereizt, aber die Grösse der Reizwirkung kann je nach dem Pflanzentheil bei gleicher Schwere sehr verschieden sein. Bei der Lichtwirkung wird die Sache noch komplizirter; hier ist es schon schwierig, ohne weitläufige Vorrichtungen, die ich aus guten Gründen vorerst nicht anwenden wollte, die wahre Richtung der wirkenden Lichtstrahlen zu bestimmen; zudem ist das Licht nicht, wie die Schwere, von konstanter Intensität, die Thatsache, dass es sich ferner nur um Strahlen von gewisser Brechbarkeit handelt, ist ebenfalls zu beachten; viel mehr aber fällt ins Gewicht, dass die Rückenseite und die Bauchseite sich dem gleichen Licht gegenüber sehr verschieden verhalten; und endlich haben wir auch hier, geradeso wie bei dem Geotropismus, sehr sorgfältig zu unterscheiden zwischen der Intensität des wirksamen Strahls und der Grösse des Heliotropismus, welche letztere keineswegs nur von jener, sondern vorwiegend auch von der Empfindlichkeit der Pflanze abhängt. Man sieht hieraus, dass eine eigentlich messende Behandlung unseres Problems auf grosse Schwierigkeiten stösst. Hier begnüge ich mich jedoch, einige prinzipiell

[1]) Ich war leider nicht in der Lage, diesen Versuch selbst anzustellen.

und methodisch wichtige Punkte hervorzuheben, welche nur überhaupt den Plagiotropismus im Gegensatz zum Orthotropismus betreffen.

In dieser Hinsicht muss bei Marchantia und ähnlich reagirenden Pflanzen vor allem die qualitativ ganz verschiedene Wirkung intensiven und schwachen Lichtes beachtet werden. Bei schwachem Licht bleiben die Marchantiasprosse, wie schon erwähnt, sehr schmal, ihre Dorsiventralität wird wenigstens funktionell nicht ausgebildet; sie verhalten sich wie gewöhnliche orthotrope Stengel und sind positiv heliotropisch. Der Plagiotropismus ist also eine Eigenschaft nur der breiten, normalen Marchantiasprosse, bei denen auch die Dorsiventralität zu voller Ausbildung gelangt, was nur bei hinlänglich intensivem Lichte geschieht. Dieses bewirkt, dass die grüne Oberseite der Sprosse stark in die Breite wächst und zugleich dahin strebt, die Unterseite konkav zu machen, wenn diese nicht durch andere Kräfte daran gehindert wird.

Dass die breiten normalen Marchantiasprosse negativ geotropisch sind, dass sie ebenso positiv heliotropisch reagiren, wenn sie von der Unterseite her beleuchtet werden, ist leicht zu konstatiren. Dass aber der positive Heliotropismus gerade bei starker Beleuchtung der Oberseite breiter Sprosse nicht in Aktion tritt, darin liegt eigentlich das Problem, gerade so wie bei den gewöhnlichen flachen Laubblättern zumal der Dikotylen; auch diese pflegen sich bei Lichtmangel nicht flach auszubreiten, sie bleiben rinnig und faltig, bis intensives Licht das stärkere Flächenwachsthum und Epinastie, der Oberseite hervorruft, wodurch das Blatt flach ausgebreitet wird. Noch ähnlicher sind in dieser Hinsicht dem Marchantiaspross die bandförmigen Blätter der Monokotylen und mancher Dikotylen (Tragopogon), welche bei Lichtmangel schmal und rinnig bleiben und, so lange sie dies sind, sich auch orthotrop verhalten. Marchantiasprosse und grüne Laubblätter kehren bei starker Beleuchtung ihre Oberseite dem Lichte zu und diese wird durch das Licht in ihrem Flächenwachsthum so begünstigt, dass sie die Unterseite konkav zu machen strebt. Ob diese Lichtwirkung die einzige Ursache der schon früher konstatirten Epinastie der grünen Blätter ist, mag dahin gestellt bleiben; bei den Marchantiasprossen dürfte dies aber kaum zweifelhaft sein. Damit ist aber auch gesagt, was ich von dem sogenannten negativen Heliotropismus derselben halte. Soweit ich die Thatsachen gegenwärtig übersehe, ist dieser negative Heliotropismus der Marchantiasprosse und zahlreicher ähnlich reagirender Pflanzen dieselbe Erscheinung, wie die von de Vries konstatirte Epinastie der Laubblätter. Ob nun aber der negative Heliotropismus anderer Organe, wie der plagiotropen Sprossachsen des Epheus, der Klettersprosse von Tecoma radicans u. a. mit der Epinastie der Blattoberseiten und Marchantialappen übereinstimmt, bleibt vorerst noch fraglich und komme ich darauf weiterhin zurück. Nehmen wir noch die negativ heliotropischen Ranken von

Vitis und Ampelopsis, die Wurzeln von Chlorophytum, Monstera[1]), Philodendron, Vanda u. a. hinzu, so haben wir eine Reihe von Erscheinungen, die bisher als negativer Heliotropismus bezeichnet worden sind, die sich aber untereinander, wie es scheint, nicht ganz gleichartig verhalten und von denen man nicht so ohne Weiteres sagen kann, dass sie einfach das Gegentheil des positiven Heliotropismus sind in dem Sinne, wie der negative Geotropismus einfach das Gegentheil des positiven Geotropismus ist. Der positive Heliotropismus ist bei starker und schwächster Beleuchtung vorhanden; positiv heliotropische Organe reagiren auf das Licht sofort, nach sehr kurz dauernder Beleuchtung und die Lichtwirkung bezieht sich ausschliesslich auf das Längenwachsthum des Organs; manche der sogenannten negativ heliotropischen Organe (Marchantia-, Tropaeolumsprosse) bedürfen dagegen eines ziemlich intensiven Lichtes und einer sehr langen Dauer der Einwirkung, um die Krümmung zu zeigen.

Ich erwähne diese Dinge hier, um zu zeigen, dass der Begriff des negativen Heliotropismus einer wissenschaftlichen Reinigung bedarf und dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse sehr fraglich ist, ob man die breiten normalen Marchantiasprosse negativ heliotropisch nennen darf. Jedenfalls sind sie in diesem Falle nur dann negativ heliotropisch, wenn starkes Licht die Oberseite trifft; die Unterseite ist selbst für schwaches Licht positiv heliotropisch und Marchantiasprosse, welche überhaupt bei schwachem Licht erwachsen sind, sind allseitig positiv heliotropisch, gerade so, wie die weiterhin zu beschreibenden Laubsprossachsen von Tropaeolum. Soll also mit dem Ausdruck negativer Heliotropismus ein bestimmter Sinn verbunden werden, so ist es vielleicht besser, die durch das intensivere Licht bewirkte stärkere Ausdehnung der Oberseite von Marchantia und ähnlichen Flachssprossen davon auszuschliessen, bis weitere Untersuchungen über den negativen Heliotropismus zu tieferer Einsicht und richtiger Begriffsabgrenzung führen; es würde doch sehr sonderbar klingen, zu sagen: die Marchantiasprosse (und zwar nur die normalen breiten) sind auf der Oberseite negativ, auf der Unterseite positiv heliotropisch. Um nicht abermals ein neues Wort einzuführen, will ich das durch stärkeres Licht verursachte Ausbreitungsstreben der Oberseite von Marchantia als einen besonderen Fall von Epinastie bezeichnen, die hier nachweislich eine Lichtwirkung ist.

Nach dieser vorläufigen Verständigung können wir nunmehr den Plagiotropismus der Marchantiasprosse als eine aus dem Geotropismus, dem positiven Heliotropismus (der Unterseite) und der Epinastie der Oberseite (Lichtseite) resultirende Richtung bezeichnen. Jede dieser Kräfte wird nun aber mit verschiedener Energie einwirken, je nach der Richtung, in welcher das Licht den Thallus trifft, und nach der Intensität des Lichts (die der Schwere

[1]) Vergl. Flora 1876, p. 92 u. 95.

bleibt ja konstant); das Zusammenwirken derselben wird demnach je nach Umständen verschiedene Richtungen der Sprosse, horizontale, schiefe, vertikale hervorrufen, wie dies in der That beobachtet wird.

Da aber, wie oben erwähnt, eine eigentliche Messung dieser Kräfte, ja sogar eine genaue Bestimmung der Richtung des wirksamen Lichtes einstweilen ausgeschlossen ist, so können wir uns nur im Allgemeinen darüber orientiren, was unter gewissen Voraussetzungen eintreten muss. Hierbei kommt man zu dem Ergebniss, dass man aus der Ruhelage eines plagiotropen Sprosses die Grösse der Epinastie im Verhältniss zu der des Geotropismus bis zu einem gewissen Grade beurtheilen kann.

Zum Verständniss des Folgenden möchte ich nur noch die Bemerkung vorausschicken, dass Epinastie, Heliotropismus und Geotropismus nur so lange an einem wachsenden Pflanzentheil Krümmungen bewirken, als ein Gleichgewichtszustand nicht erreicht ist; ist dieser jedoch einmal erreicht, so wächst das Organ in der Gleichgewichtslage gerade, ohne weitere Krümmung fort, obgleich die betreffenden Kräfte auch jetzt noch thätig sind. Ein gewöhnlicher orthotroper Stengel, z. B. wenn er schief beleuchtet wird, krümmt sich an der wachsenden Stelle nach Massgabe seines Heliotropismus und Geotropismus in Folge dieser Krümmung kommt aber das fortwachsende Ende in eine Lage, welche dem Gleichgewicht von Heliotropismus und Geotropismus entspricht, und nun wächst der jüngere Theil des Stengels in dieser schiefen Richtung gerade aus weiter.

Um dieses Verhalten eines Sprosses unter dem gleichzeitigen Einfluss des Lichtes und der Schwere überhaupt näher erläutern und speziell die Gleichgewichtslage eines plagiotropen Marchantiasprosses genauer beurtheilen zu können, ist es jedoch nöthig, uns zuvor über einige Hilfsbegriffe zu verständigen.

Bezeichnen wir mit dem Worte „specifischer Geotropismus“ nicht eine zufällig durch die Schwerkraft entstandene Aufwärtskrümmung eines geotropischen Sprosses, sondern die innere Eigenschaft des Letzteren, vermöge welcher er unter dem Einfluss der Schwerkraft bei horizontaler Lage in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt; so wird diese Krümmung in der Zeiteinheit eine geringere sein, wenn der Spross nicht mehr horizontal liegt, also seine Längsachse[1]) nicht mehr einen rechten Winkel mit der Richtung der Schwerkraft, sondern einen schiefen Winkel γ bildet. Denn, da die Schwerkraft überhaupt nur so lange krümmend wirkt, als sie mit der Längsachse des Sprosses einen Winkel bildet und, wie die Erfahrung

[1]) Bei den plagiotropen Marchantiasprossen scheint sich der Querschnitt ähnlich wie die Längsachse zu verhalten, wie aus der Gleichgewichtsrichtung der von den Flanken der Torfziegel wachsenden Exemplare hervorgeht (Holzschnitt Fig. 91). Wo oben im Text „Längsachse“ gesagt ist, kann betreffs der flachen Sprosse und Blätter wohl einfach „Fläche“ gesetzt werden.

lehrt, die Krümmung um so stärker ist, je mehr sich dieser Winkel einem rechten nähert, so darf man annehmen, um zu einer klaren Vorstellung zu gelangen, dass es überhaupt nur die auf der Längsachse des Sprosses rechtwinkelige Komponente der Schwere ist, welche hier als wirksam in Betracht kommt. Bei schiefer Stellung wird also nicht die dem oben definirten specifischen Geotropismus entsprechende Krümmung in der Zeiteinheit hervorgerufen, sondern eine Krümmung, welche dem durch $G \sin \gamma$ (Taf. VIII Fig. 12) ausgedrückten Theil der Schwerkraft entspricht. Wird $\sin \gamma = 0$ d. h. wird die Richtung des Sprosses vertikal, so wird auch der Werth $\gamma = 0$ und die krümmende Wirkung hört, wie die Erfahrung zeigt, ebenfalls auf; wird $\sin \gamma$ sehr klein, so wird auch die geotropische Krümmung in der Zeiteinheit eine sehr kleine, zuletzt kaum merkliche sein. Diese Ueberlegung findet ihre Bestätigung in der Thatsache, dass Hauptwurzeln der Keimpflanzen von Bohnen, Eicheln u. dgl., wenn man ihnen eine Neigung von $8-10^0$ gegen die vertikale giebt, nur äusserst langsam oder selbst niemals ihre Spitze senkrecht stellen, während sie, horizontal gelegt, ihre Spitze binnen wenigen Stunden um $80-90^0$ abwärts krümmen; dieselbe Folgerung habe ich schon früher aus der Form des gekrümmten Theils einer horizontal gelegten Wurzel gezogen (diese „Abhandlugen" p. 844), und zu ähnlichem Resultat führt auch das Studium der Krümmungen, welche negativ geotropische Stämme zeigen („Abhandlungen" p. 965); damit ist jedoch nicht gesagt, dass die krümmende Wirkung an einem gegebenen geotropischen Organe einfach proportional sei dem Werth $G \sin \gamma$; vielmehr könnte die krümmende Wirkung rascher oder langsamer abnehmen als dieser Werth. Zu einer solchen Annahme verleitet die Thatsache, dass manche Organe, obgleich allseitig geotropisch und nur dem Geotropismus unterliegend, doch niemals vertikal werden; so verhalten sich, wie ich („Abhandlg." p. 897) zeigte, die Nebenwurzeln erster Ordnung und, wie ich weiter unten zeigen werde, auch die plagiotropen Epheusprosse. In diesen Fällen bewirkt der Geotropismus, obgleich keine andere äussere Kraft entgegenwirkt, nur eine schiefe Auf- oder Abwärtsrichtung, so dass also die krümmende Wirkung nicht erst mit dem Neigungswinkel 0, sondern mit einem Neigungswinkel γ von beträchtlicher Grösse (20^0-60^0) aufhört. Ich suchte mir schon bei meiner Arbeit über die Nebenwurzeln dieses Verhalten aus der Annahme zu erklären, dass die krümmende Wirkung rascher abnimmt als der Neigungswinkel und dass jene bereits unmerklich wird, wenn dieser noch eine beträchtliche Grösse besitzt, die ich als den geotropischen Grenzwinkel bezeichnete. Es wird speziellen Untersuchungen vorbehalten bleiben, diese Frage für Organe verschiedener Art zu beantworten, um auf diese Weise einen tieferen Einblick in die Natur des Geotropismus zu gewinnen[1]).

[1]) Vergl. unsere vorliegenden „Abhandlungen" XXXII.

Aehnliche Erwägungen sind über den Heliotropismus zu machen, wobei ich einstweilen jede krümmende Lichtwirkung mit diesem Worte bezeichnen will, sei es der gewöhnliche positive oder negative Heliotropismus oder die durch starkes Licht hervorgerufene Epinastie. Auch hier verstehe ich unter „specifischem Heliotropismus“ zunächst diejenige innere Eigenschaft eines Organes, vermöge welcher dasselbe von dem rechtwinkelig einfallenden Licht in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt. Jedoch ist hier, was bei der Schwerkraft nicht nöthig war, sogleich die Intensität des rechtwinkelig einfallenden Lichtes selbst näher zu bestimmen, da dieselbe in weiten Grenzen wechseln kann. Halten wir uns aber der Einfachheit wegen zunächst an eine beliebige und konstant gedachte Lichtintensität, etwa die des Tageslichtes an heiteren Sommertagen. Da auch das Licht nur insofern krümmend auf die Organe einwirkt, als die Längsachse derselben mit der Richtung des Strahles einen Winkel bildet, so wird man auch hier sagen dürfen, dass nur die auf der Organachse (resp. Organfläche) rechtwinkelige Komponente des Strahles als krümmende Kraft in Betracht kommt; ist also der Einfallswinkel des Strahles λ, so wird, wenn H die Lichtintensität bezeichnet, die krümmende Wirkung allgemein von dem Werthe $H \sin \lambda$ abhängen; ob eine einfache Proportionalität zwischen der Krümmung und diesem Werthe besteht, ist aber ebenso fraglich und weiter zu untersuchen, wie vorhin bei dem Geotropismus [1]).

Kommt es nun, nach diesen Erwägungen, darauf an, die Wachsthumsrichtung eines plagiotropischen Marchantiasprosses bei gegebener Lichtintensität, wie sie etwa bei meinen Kulturen im Sommer herrschte, zu beurtheilen, so ist zunächst zu beachten, dass hier die durch das Licht bewirkte Krümmung der durch die Schwere bewirkten der Richtung nach entgegengesetzt ist; das Licht bewirkt, sowohl wenn es die Unterseite trifft, wie wenn es die Oberseite epinastisch macht, eine Konvexkrümmung der Oberseite, die Schwere strebt, diese Oberseite konkav zu machen. Wächst nun der Spross ohne eine Krümmung gerade aus, so bedeutet das, dass die geotropische Aufwärtskrümmung von der durch Licht veranlassten Abwärtskrümmung gerade ausgeglichen wird. Dies geschah aber bei der in meinen Kulturen herrschenden Beleuchtung dann, wenn die Sprosse eine bestimmte Neigung gegen die Richtung der Schwere und des Lichtes gewonnen hatten. Ich will, um zu einem bestimmten Ausdruck zu gelangen, nur hypothetisch annehmen, die Richtung des Lichtes sei um 45^0 gegen den Horizont geneigt und die Sprosse in ihrer Gleichgewichtslage rechtwinkelig dazu gewesen, so dass sie also auch gegen die Richtung der Schwere unter 45^0 geneigt waren, und es sei diese

[1]) Sollte es später einmal gelingen, eine Formel für den specifischen Geotropismus und Heliotropismus aufzustellen, so müsste in dieser auch die Dicke und die Wachsthumsgeschwindigkeit des betreffenden Organs eine Stelle finden. Zusatz 1892.

Neigung der Sprossachse in Fig. 11, Taf. VIII durch die Linie AB angedeutet, während die Linie H die Richtung und Intensität des Lichtes, G die Richtung und Intensität der Schwere anzeigt. In diesem Falle würden wir also sagen können, der Marchantiaspross wuchs bei diesen Kulturen gerade aus, d. h. der specifische Heliotropismus und specifische Geotropismus hielten einander das Gleichgewicht, als die krümmende Wirkung des rechtwinkelig auffallenden Lichtes H der krümmenden Wirkung der Schwere G sin 45^0 entgegenstand.

Bei geringerer Lichtintensität im Herbst erhoben sich die Sprosse und wurden mehr senkrecht, wie AB in Fig. 12, Taf. VIII; als sie diese Neigung erreicht hatten, wuchsen sie gerade fort, befanden sich also wieder in einer Gleichgewichtslage zwischen Geotropismus und Heliotropismus, und zwar war nunmehr die durch H' sin λ hervorgebrachte Lichtwirkung ebenso gross wie die durch G sin λ bewirkte geotropische Krümmung.

Unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen nahmen plagiotropische Epheusprosse (s. unten § 7) die horizontale Gleichgewichtslage AB in Fig. 10, Taf. VIII an; in diesem Falle hielt also die durch H sin 45^0 hervorgerufene negative heliotropische Krümmung der durch G hervorgerufenen geotropischen Krümmung gerade das Gleichgewicht.

Bedeutet also AB in Fig. 11 die Gleichgewichtslage eines Marchantiasprosses und AB in Fig. 10 die eines Epheusprosses bei gleicher Beleuchtung, so zeigt sich, dass jener sich rechtwinkelig zum Licht, dieser sich rechtwinkelig zur Schwere gestellt hat, dass also der specifische Geotropismus des Epheus zum specifischen Heliotropismus in einem anderen Verhältniss steht als bei Marchantia. Zugleich leuchtet ein, dass, wenn AB in Fig. 11 die Gleichgewichtslage eines Marchantiasprosses bei meinen Kulturen war und man einem solchen künstlich die Richtung AB Fig. 12 gegeben hätte, so hätte er sich so lange zurückkrümmen müssen, bis er wieder die Lage AB in Fig. 11 erreicht hätte, und dann wäre er wieder gerade fort gewachsen.

Diese Betrachtungen sollen nicht mehr beanspruchen, als sie werth sind; sie sollen nur zeigen, dass die Gleichgewichtslage eines Sprosses als Mittel benutzt werden könnte, das Grössenverhältniss der Krümmung durch den specifischen Geotropismus zu dem durch den specifischen Heliotropismus eines Organs experimentell aufzusuchen, wenn es gelingt, Intensität und Richtung des Lichtstrahles hinreichend genau zu messen. Dass dieses Verhältniss auch zwischen positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus ein sehr variables ist, lehrt schon die alltägliche Beobachtung, insofern verschiedenartige Pflanzen, nebeneinander an demselben Fenster wachsend, sehr verschiedene Neigung zum Horizont annehmen, und wurde bereits im Würzburger Laboratorium[1]) auf andere Art für einige Pflanzen konstatirt. Es

[1]) Flora 1876, p. 94.

ist ja ebenso denkbar, dass eine Pflanze stärker auf Licht, eine andere stärker auf die Einwirkung der Schwere reagirt, wie dass ein Thier ein besseres Auge, ein anderes einen feineren Tastsinn hat. Im Grunde sind Geotropismus und Heliotropismus einer Pflanze als verschiedene Qualitäten unter sich inkommensurabel; nur insofern ihre Reaktion nach aussen sich in Krümmungen geltend macht, sind ihre Wirkungen quantitativ vergleichbar.

Ich lasse nun noch einige mit Marchantia angestellte Versuche folgen, die geeignet sein dürften, das Zusammenwirken ihrer eigenthümlich komplizirten Lichtempfindlichkeit mit ihrem Geotropismus im Sinne obiger Betrachtungen weiter zu erläutern.

Beleuchtung schief von unten. Ein Torfziegel, auf welchem in gewöhnlicher Weise Marchantien bei einseitig schiefer Beleuchtung bereits bis zur Bildung von halbwüchsigen Fruchtständen erwachsen waren, wurde mit der bisherigen Oberseite abwärts gekehrt und auf ein 20 cm hohes Drahtgestell gelegt, so dass die bisherige Vorderseite wieder nach vorn (dem Fenster zu) gekehrt war, wobei aber die Pflanzen auf jener ihre Oberseite abwärts kehrten. Unter dem Gestell lag horizontal ein grosser Spiegel und über dasselbe wurde ein Zinkkasten gestellt; die dem Fenster zugekehrte Seite des Kastens war an der oberen Hälfte ebenfalls mit Zink verschlossen, die untere Hälfte aber durchsichtig, um das vom offenen Fenster her schief auf den Spiegel einfallende und hier reflektirte Licht schief aufwärts so eintreten zu lassen, dass es die beiden mit Pflanzen besetzten Seiten des Torfziegels schief von unten traf. Während also die Pflanzen ihre organische Oberseite der Erde schief zukehrten, wurden sie auch in dieser Stellung von dem aufwärts gespiegelten Licht so getroffen, dass es, wie früher das direkte Licht, ihre Oberfläche fast rechtwinkelig traf. Schon nach zwei Tagen hatten die Thalluslappen ihre flache Form verloren; ihre Oberseite war konvex geworden, und zwar so, dass die Vorder- und Seitenränder jedes Lappens (Fig. 93) wie Hutkrämpen aufgekrümmt waren; eine Form, welche sie auch 14 Tage später mehr ausgeprägt beibehielten. Diese Krümmung der wachsenden Thallustheile entspricht den oben gemachten Voraussetzungen; sie ist offenbar bewirkt durch den negativen Geotropismus, der die abwärts gekehrte Oberseite konvex machte, wobei er in diesem Falle noch durch die Lichtwirkung

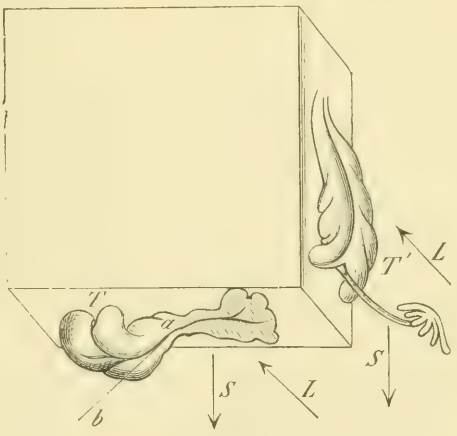


Fig. 93.

(Epinastie) unterstützt wurde, während dieser sonst dem Geotropismus entgegenwirkt.

Ein entsprechendes Resultat ergab ein anderer Versuch mit derselben Einrichtung, wo aber der benutzte Torfziegel mit Brutknospen besäet wurde. Aus diesen entwickelten sich auf den beiden beleuchteten Seiten (unten und vorn) in 3 Wochen zahlreiche Pflanzen; die der senkrechten Vorderseite sowohl wie der horizontalen Unterseite kehrten ihre Wurzelseite dem Substrat, die Rückenfläche dem reflektirten Lichte zu. Dabei waren auf der vertikalen Vorderfläche des Ziegels alle Scheitelausbuchtungen abwärts, auf der horizontalen Unterseite dagegen rückwärts (vom Fenster weg) gekehrt. Die Pflanzen der Vorderseite waren dem Substrat ganz dicht angeschmiegt, die der Unterseite thaten dies weniger, wohl in Folge der geotropischen Aufwärtskrümmung ihrer Ränder.

Wirkung der Centrifugalkraft.

Eine mit Brutknospen besäete Torfscheibe wurde im Rezipienten des Laufwerks horizontal befestigt. Die Entwickelung der Sprosse aus den Brutknospen fand unter beständiger rascher Rotation statt, welche am Umfang der Torfscheibe eine Beschleunigung der Fliehkraft lieferte, die ungefähr = 3,5 g war. Die Beleuchtung war leider nicht so kräftig, wie ich gewünscht hätte, da durch die fixirte Stellung des Laufwerkes der Rezipient etwa 2 m vom nächsten Südfenster entfernt war. Doch war das betreffende Zimmer ausserdem noch von zwei andern Fenstern (Süd und Ost) erhellt und zudem wurde durch einen grossen Spiegel das Südlicht noch auf den Rezipienten reflektirt. Um den beständig im Rezipienten eingeschlossenen Pflänzchen CO_2 zuzuführen, wurde ab und zu eine abgeschnittene Blüthe hineingelegt, deren CO_2-Entwickelung (Athmung) jedenfalls hinreicht.

Der Erfolg des Versuchs war ein durchschlagender. Von ihrer ersten Entwickelung an richteten sich die der Peripherie näheren Pflänzchen vertikal auf und behielten während der ganzen Dauer von drei Wochen, wo sie etwa 1 cm hoch und 2—5 mm breit wurden, diese Stellung, indem sie zugleich alle ihre grüne Oberseite dem Rotationscentrum, ihre farblose Wurzelseite der Peripherie zukehrten. Nur gegen die Mitte der Scheibe hin legten sich einige der Pflanzen schief oder horizontal, die Wurzelseite abwärts, einige mit der Scheitelbucht auswärts, andere einwärts oder sonst wie gerichtet. Die etwas zu geringe Beleuchtung bewirkte, dass die Pflänzchen weniger breit wurden, die gleich anfangs eintretende Aufrichtung ihrerseits bewirkte, dass die Wurzeln nur zum kleinsten Theile in das Substrat eindrangen, die Ernährung also eine unvollkommene war. Aus dieser Ursache wuchsen die Pflanzen nicht so kräftig, wie sie es sonst bei den Kulturen thaten; doch hatten sie ein sehr gesundes Aussehen.

Zieht man nun die Längsachse der Pflanzen in Betracht, so standen sie also unter dem gleichzeitigen Einfluss der Centrifugalkraft und der allseitigen Beleuchtung vertikal, ein gewöhnlicher orthotroper Stengel oder eine Hauptwurzel würde sich aber unter diesen Umständen fast horizontal gelegt haben. So giebt sich also der Plagiotropismus des Marchantienthallus unter diesen Umständen gerade durch vertikale Stellung der Längsachse zu erkennen.

Betreffs der weiteren Erklärung müssen wir jedoch noch etwas näher auf die hier wirkenden Kräfte eingehen. Das Licht fiel von den Fenstern und vom Spiegel her sehr schief in den Rezipienten. Bei der raschen Drehung

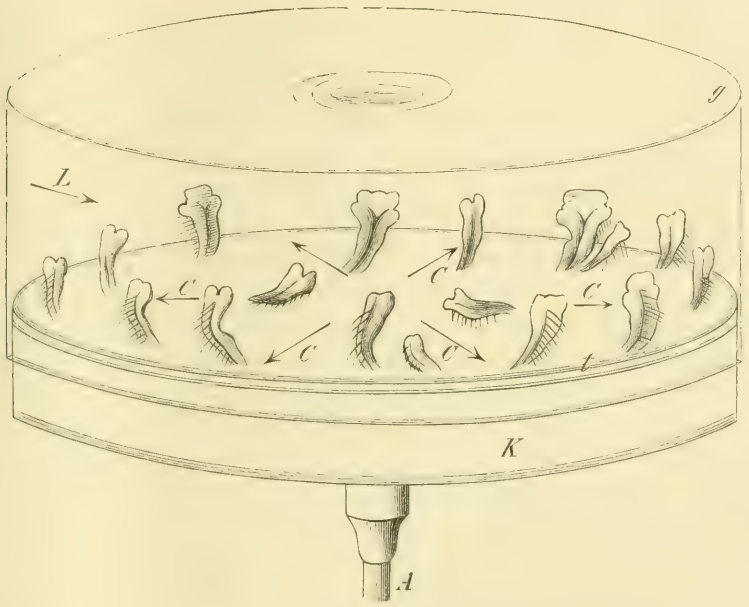


Fig. 94.

Ueber die Einrichtung dieses Versuchs vergl. Abhandlung XXXII, p. 887.

(3—4 Rotationen in der Sek.) wurde jede Brutknospe und später jeder Spross in je 1 Sekunde also 3—4 Mal von allen Seiten her beleuchtet, was (mit Rücksicht auf die heliotropische Nachwirkung) auf die Pflanzen so einwirkt, als ob sie allseitig gleich beleuchtet wären. Dies würde bei einem orthotropen Stengel (von der Centrifugalkraft abgesehen) geraden Wuchs, d. h. Ausschluss jeder heliotropen Krümmung bewirken. Bei einem Thalluslappen von Marchantia aber bewirkt diese allseitig gleiche Beleuchtung im Gegentheil Krümmung, und zwar konkav auf der Wurzelseite; indem das Licht die grüne Seite konvex, die Wurzelseite konkav zu machen sucht, muss diese nothwendig konkav werden. Ohne die Einwirkung der Centrifugalkraft

hätten also die Sprosse im Rezipienten alle auf der nach aussen gerichteten Wurzelseite konkav werden müssen, so dass ihre Scheitelbucht auswärts gerichtet wäre. Dass dies nun nicht geschieht, ist offenbar, die Wirkung der Centrifugalkraft, die also dahin wirken muss, die Sprosse auf der Aussenseite konvex zu machen, d. h. die Sprosse müssen sich gegen Centrifugalwirkung so verhalten, wie gewöhnliche Keimstengel, und diese Folgerung aus dem Versuch ist richtig, denn sie verhalten sich auch der Schwere gegenüber negativ geotropisch. Es ist aber zu beachten, dass die Centrifugalkraft, welche 3,5 Mal die Schwere übertraf, gerade hinreichte, die Krümmung zu verhindern, welche durch die auf Unter- und Oberseite gleichsinnig wirkende Beleuchtung hervorgerufen war.

Man kann sich das Verhalten der Marchantia im Rotationsapparat auch so klar machen. Denkt man sich aus einem Marchantiathallus ein sehr kleines Stückchen, etwa 0,1 mm breit quer herausgeschnitten, so etwa, dass dieses Stückchen auf der Oberseite eine Luftlücke mit grünen Zellen, auf der Unterseite einen Wurzelschlauch besitzt. Ein solch kleines Stück gleicht dann einer orthotropen Pflanze, der grüne Obertheil dem Stengel, der untere Wurzeltheil der Hauptwurzel derselben. Nun denken wir uns dieses kleine Stückchen lebensfähig und im rotirenden Rezipienten in geeigneter Weise befestigt. Alsdann würde sich das Thallusstückchen mit der Wurzel nach der Peripherie, mit dem grünen Gewebetheil nach dem Centrum hinwenden, sich also ganz so verhalten wie eine kleine phanerogame Keimpflanze. Diese Vorstellungsweise ist übrigens zur Orientirung über das Verhalten streng dorsiventraler Pfanzentheile mit sehr verschiedener Rücken- und Bauchseite überall anwendbar[1]).

Leider musste ich es bei diesem einen Versuch mit dem Rotationsapparat bewenden lassen; indessen genügt derselbe vollständig.

§ 4. Beziehungen zwischen Bilateralität und Plagiotropismus.

Der Plagiotropismus des Marchantienthallus lässt sich, wie wir gesehen haben, auf das Zusammenwirken solcher Kräfte zurückführen, welche auch die Richtung der orthotropen Organe bestimmen; zumal sind wir nicht genöthigt, transversalen Heliotropismus und Geotropismus zu diesem Zwecke vorauszusetzen.

1) Die grosse theoretische Bedeutung dieses Satzes scheint man bisher übersehen zu haben; in ihm liegt der Schlüssel zum Verständniss der Beziehungen zwischen Orthotropismus und Plagiotropismus. Zusatz 1892.

Wie geht es nun aber zu, dass dieselben Kräfte, welche den Fruchtträger vertikal aufrichten, den Thallus horizontal legen, welche jenem eine schief aufrechte Stellung geben, diesen ebenfalls schief richten, aber so, dass er mit jenem einen nahezu rechten Winkel bildet? Denn die Lage der verschiedenen Theile zum Horizont mag sein, welche sie will, die gegenseitige Lage, der Winkel, den die orthotropen und plagiotropen Theile unter sich bilden, bleibt immer nahezu derselbe, so lange die Pflanze sich in sonst günstigen Bedingungen befindet, zumal so lange sie nicht etiolirt.

Die Lösung des Problems liegt in der verschiedenen Form der orthotropen und plagiotropen Theile oder, besser gesagt, in dem Umstand, dass jene auf allen Seiten der Längsachse für äussere krümmende Einflüsse in gleicher Art und Stärke reaktionsfähig sind, während die plagiotropen dorsiventral sind, d. h. auf der einen Seite anders als auf der andern gegen gleiche Einflüsse reagiren können.

Ob der Marchantiathallus in verschiedenem Grade geotropisch reagirt, wenn er die Unterseite oder die Oberseite der Erde zukehrt, weiss ich nicht. Dass er aber dem Licht gegenüber ganz verschieden reagirt, je nachdem dieses die Ober- oder die Unterseite trifft, wurde oben gezeigt.

Ist nun diese Ueberlegung richtig, so kommt man zu einer ebenso naheliegenden wie merkwürdigen Folgerung.

Denken wir uns einen Thalluslappen der Längsachse parallel zusammengerollt, so dass er eine hohle Röhre bildet, gleichgiltig ob dabei die Unterseite aussen oder innen zu liegen kommt; so muss ein solches Rohr nicht mehr plagiotrop, sondern orthotrop sein, es muss sich unter dem Einfluss des Lichts und der Schwere verhalten wie ein aufrechter Stengel oder wie ein Fruchtträger von Marchantia[1]). Die logische Richtigkeit dieser Behauptung, zu der ich auf rein theoretischem Wege gelangt bin, liegt auf der Hand. Wenn ein Thalluslappen deshalb plagiotrop ist, weil er auf den beiden Seiten verschieden vom Licht affizirt wird, so wird ein völlig eingerollter Thallus nicht plagiotrop sein können, weil er der allseitig gleichen Beleuchtung überhaupt nur eine Seite, die Aussenseite der Rolle darbietet; es ist dabei gleichgiltig, ob die Unterseite oder Oberseite aussen liegt, auch gleichgiltig, ob die Rolle konisch oder cylindrisch wäre. Eine solche Rolle bietet der Schwere wie dem Licht allseitig gleiche Empfänglichkeit dar und wird also eine Gleichgewichtslage annehmen, sobald sie vertikal oder so steht, dass das die Oberfläche treffende

[1]) Diese **kausale Beziehung** zwischen den sogen. „Symmetrieverhältnissen" der Pflanzentheile und ihrer Stellung zu Licht und Schwerkraftrichtung hat H. v. Mohl in seiner Abhandlung „über die Symmetrie der Pflanzen" in seinen „Vermischten Schriften" (1845) **vollständig übersehen**; Mohl hat da überhaupt nur die Aeusserlichkeiten beschrieben und auch diese nicht auf allgemeinere Ausdrücke zu bringen gewusst, was ich in meinen „Vorlesungen" ausführlich gethan habe. Zusatz 1892.

(heliotropisch wirksame) Licht auf allen Seiten gleich stark ist. Wäre das einfallende Licht vertikal oder allseitig symmetrisch vertheilt, so müsste die Rolle in Folge des Heliotropismus und Geotropismus in der vertikalen Lage zur Ruhe kommen.

Natürlich muss der Versuch oder die Beobachtung entscheiden. Einen Marchantiathallus in geeigneter Weise zu rollen, ist mir freilich nicht gelungen. Aber die dünnen Stiele der Fruchtträger von Marchantia sind ja annähernd etwas Aehnliches, wie ein zusammengerollter Thallus; freilich so, dass dabei noch deutlich die eine Längshälfte als Unterseite, die andere als Oberseite erscheint; trotz dieser blossen Annäherung an unsere theoretische Forderung sind sie entschieden orthotrop. Vielleicht dürfen wir die Brutkörbchen als eine vollständigere Annäherung betrachten, wenn wir, was sehr wahrscheinlich ist, ihre Innenseite und Aussenseite mit verschiedener Reaktionsfähigkeit begabt denken. Was ich bei Marchantia vergeblich suchte, fand ich bei einer ganz anderen Pflanze, deren Thallus in seinem plagiotropischen Verhalten sonst genau mit jener übereinstimmt. Der Thallus von Peltigera canina ist auf ebenem, horizontalem oder schiefem Waldboden der Unterlage fest angedrückt; an steilen Wänden von Hohlwegen dagegen sind nur die aufsteigenden Lappen angedrückt, die absteigenden dagegen lösen sich vom Substrat ab und stehen, je nach der Beleuchtung, schief abwärts oder selbst horizontal frei in die Luft hinaus, ganz wie die Sprosse von Marchantia Fig. 95.

Fig. 95.

A Ein Apothecium *a* von Peltigera canina, auf dem gerollten Träger *r*, der aus dem flachen Thallus *t* entspringt; *B* Querschnitt von *Ar*.

Ich habe nach Beobachtung sehr zahlreicher kräftig wachsender Exemplare dieser Flechte in den Wäldern der Röhn keinen Zweifel, dass sich der Thallus ganz ebenso verhält wie der von Marchantia. Nun zeigt sich aber, dass die Apothecien am Rande des Thallus von aufrechten Trägern emporgehoben werden (Fig. 95) die weiter nichts sind, als verlängerte Thalluslappen, welche parallel ihrer Längsachse eingerollt sind, wobei die grünliche Oberfläche nach aussen gekehrt ist. Hier ist also die oben gestellte Forderung von der Natur selbst auf das Vollständigste erfüllt. In gewissem Sinne das entgegengesetzte Verhalten, wie bei Peltigera canina, findet man bei Cetraria islandica. Der aufrechte, strauchförmig verzweigte Thallus dieser Flechte ist bekanntlich eine dünne bandförmige Lamelle, deren Ober- und Unterseite äusserlich und anatomisch nur wenig verschieden sind, aber doch an ihrer verschiedenen Färbung und am Plagiotropismus der flach ausgebreiteten, schiefen oder horizontalen Endlappen die dorsiventrale Bilateralität erkennen lassen. Dass die Hauptsprosse trotzdem aufrecht wachsen, ver-

danken sie offenbar der Einrollung parallel der Längsachse. Der Gegensatz zu Peltigera liegt aber darin, dass hier bei der Einrollung die Unterseite des Thallus nach aussen zu liegen kommt, was deutlich zeigt, dass es sich eben nur um die Einrollung und nicht darum handelt, welche Seite aussen oder innen zu liegen kommt; in beiden Fällen wird das plagiotrop-dorsiventrale Gebilde orthotrop.

Bei Cladonia pyxidata verhält sich der eigentliche flache Thallus genau wie der von Marchantia; an senkrechten Erdabhängen wachsend steht er von der Unterlage frei, fast horizontal ab. Die auf den Thallusschuppen stehenden, einem hohen Champagnerglas ähnlichen Becher (Podetien), die in mancher Hinsicht mit den Brutknospenkörbchen der Marchantien übereinstimmen, sind dagegen, wie diese, streng orthotrop; sie suchen sich, wie auch die Thallusschuppen stehen mögen, vertikal zu stellen, wobei deutlich hervortritt, dass sie mehr vom Geotropismus, als vom Heliotropismus affizirt werden, denn auch bei einseitiger Beleuchtung an fast senkrechten Abhängen wachsen sie fast vertikal empor. Wenn nun auch die Cladoniabecher nicht wie die Träger der Peltigeraapothecien durch blosse Einrollung des bilateralen plagiotropen Thallus entstehen, sondern aus diesem als geschlossene Röhren hervorwachsen, so kann doch die Wand einer solchen Röhre anatomisch als ein zusammengerollter Thallus angesehen werden, dessen Wurzelseite nach innen gekehrt ist.

Dass dorsiventrale und deshalb plagiotrope Gebilde durch blosse Zusammenrollung im morphologischen Sinne radiär und deshalb orthotrop werden, dafür liefern auch die Blätter der Phanerogamen zahlreiche Beispiele. Zunächst sind alle becherförmigen Blätter der Saracenien, die Schläuche von Cephalotus und Nepenthes orthotrop; sie lassen sich in ihrem Verhältniss zum flachen bilateralen Blatt dieser Pflanzen mit den Cladoniabechern im Verhältniss zu deren Thallus sehr wohl vergleichen. Noch viel auffallender aber bestätigt sich die oben gezogene Folgerung, wenn wir den Jugendzustand vieler Blätter beachten. Es giebt bei den Phanerogamen Blätter, welche schon in sehr früher Jugend, wenn sie kaum den 100. Theil ihrer definitiven Grösse erreicht haben, ihre kleine Lamina ganz flach ausbreiten; so ist es z. B. bei Idesia polycarpa und ebenso bei Tropaeolum; in minderem Grade,

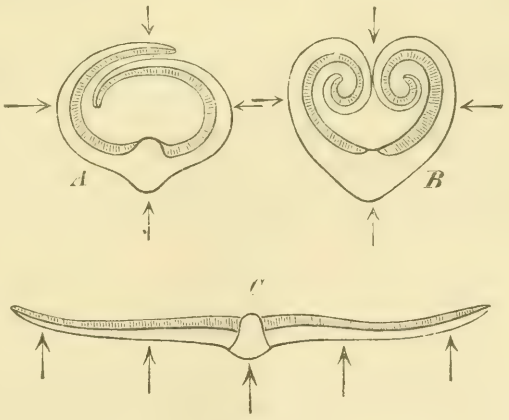


Fig. 96.

wenn auch noch immer deutlich, zeigt sich dasselbe bei den Cucurbitaceen. In diesen Fällen ist die Lamina schon frühzeitig plagiotrop, wie es alle flachen, dorsiventralen Blätter sind. Dagegen giebt es andere Phanerogamen, deren Blätter bis zu der Zeit, wo sie fast ihre definitive Grösse erreicht haben, ihrer Längsachse parallel zusammengerollt bleiben (Fig. 96), entweder so, dass die ganze Lamina gleichsinnig (*A*), oder so, dass die beiden symmetrischen Hälften gegensinnig (*B*) gerollt sind. Wo dies nun der Fall ist, bleiben die Blätter so lange orthotrop, bis sie sich aufrollen und flach werden, wobei sie die plagiotrope Stellung einnehmen. Sehr schöne Beispiele für dieses Verhalten geben die Blätter von Nuphar, von Pinguicula, Gräsern, Agaven u. a.

Ganz so wie die Einrollung eines einzelnen dorsiventralen Organs muss aber auch die Zusammenrollung von mehreren solchen wirken. Die durch Schwere und Licht bewirkten Krümmungen werden dieses Konvolut so affiziren müssen, wie einen gewöhnlichen orthotropen Stengel. Beispiele dieser Art liefern die meisten Monokotylen an ihren Knospen: vor allem die dichten Knospen der Agave-Arten, deren Blätter den Knospenkegel vor ihrer Entfaltung nur theilweise umgeben, dann sich ablösen und, sobald ihre Oberfläche frei wird, sich plagiotrop zurückkrümmen.

Bisher wurde nur der Fall ins Auge gefasst, dass ein bilateral-plagiotropes Gebilde wie der Marchantiathallus oder ein Phanerogamenblatt parallel seiner Längsachse zusammengerollt sei. Es lassen sich aber noch zwei andere Fälle denken, wie die Reaktionsfähigkeit eines solchen Gebildes so abgeändert werden kann, dass es orthotrop wird.

Man denke sich einen Thalluslappen von Marchantia längs der Mittelrippe einfach so zusammengefaltet, dass entweder die beiden Oberseiten, oder auch die Unterseiten beider Längshälften auf einander zu liegen kommen, eine Form, welche die jungen Blätter vieler Phanerogamen vor der Entfaltung darbieten. Es leuchtet nach dem früher Gesagten sofort ein, dass ein so zusammengefaltetes dorsiventrales Gebilde seinen Plagiotropismus betreffs der beiden symmetrischen Hälften einbüssen muss; indem nunmehr das Organ rechts und links von der Mittellinie zwei gleichartige, nach aussen gewendete Flächen besitzt, welche vom Geotropismus und Heliotropismus in ganz gleicher Art und gleichem Grade affizirt werden, kann eine Krümmung weder nach rechts noch nach links eintreten, so lange Geotropismus und Licht auf der rechten und linken Seite gleich sind. Ein solches Organ wird also sich so stellen, dass rechte und linke Flanke vertikale Ebenen bilden. In der That ist dies bei vielen jungen Phanerogamenblättern (z. B. Papilionaceen) so lange der Fall, bis sie sich aus einander schlagen und plagiotrop werden.

Einen ähnlichen Fall repräsentiren die sogenannten schwertförmigen Blätter, wie die der Iris- und Xyris-Arten; auch diese Blätter sind bilateral, aber nicht dorsiventral; vielmehr sind hier statt einer flachen Ober- und

Unterseite zwei flache, rechts und links liegende Seiten vorhanden, die symmetrisch gleichartig organisirt sind. Licht und Schwere affiziren ein solches Blatt daher auf der rechten und linken Seite gleichartig und gleich stark; die Folge ist, dass diese beiden Seiten unter normalen Verhältnissen vertikal stehen. Dabei kann aber ein solches Blatt schwertförmig, d. h. in der vertikalen Medianebene gebogen sein, weil die Aussenkante morphologisch anders beschaffen ist, daher anders reagiren kann als die Innenkante.

Endlich können wir uns ein dorsiventrales Gebilde, anstatt parallel seiner Längsachse, auch quer zu derselben eingerollt denken und auch in diesem Fall wird der Plagiotropismus, solange die Einrollung dauert, aufgehoben sein müssen. Beispiele hierfür bieten die Blätter der echten Farne. Die Blattspindeln sind hier bekanntlich in der Jugend spiralig eingerollt; auch die daran sitzenden Laminatheile von aussen nach innen gerollt. Das junge Blatt bildet also eine Scheibe, deren Medianfläche aber bei allseitig gleicher Beleuchtung vertikal steht, weil die rechte und linke Seite der Scheibe symmetrisch gleich und gleich reaktionsfähig sind. Die vertikal einwirkenden Kräfte der Schwere und des Lichts treffen aber bei der Art der Einrollung jederzeit einen Querschnitt des Blattstiels von hinten nach vorn, einen jüngeren von vorn nach hinten. In Folge der Lichtwirkung wächst nun die organische Oberseite aller eingerollten Theile stärker, als die ihr gegenüberliegende organische Unterseite; die Folge ist, dass die Spindel sich langsam aufrollt, bis das ganze Blatt flach ausgebreitet ist und die plagiotrope Stellung annimmt, eine Bewegung, welche in vertikaler Ebene stattfindet.

Die Gesammtheit dieser und zahlreicher anderer Thatsachen zeigt nun also, dass dorsiventrale Organe deshalb plagiotrop sind, weil ihre beiden organisch verschiedenen Seiten auch verschieden reagiren, wenn sie von Licht und Schwere gleichartig getroffen werden; dass dagegen orthotrope Organe ihren Orthotropismus dem Umstand verdanken, dass sie allseitig der Längsachse oder vorwiegend auf zwei Seiten derselben (schwertförmige Blätter) gleichartig reagiren[1]).

§ 6. Thallophyten und Muscineen, welche sich ähnlich verhalten wie Marchantia.

Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass sich zunächst alle Marchantien ebenso verhalten, wie Marchantia selbst, was ich wenigstens an Lunularia, Preissia commutata und Fegatella conica zu sehen Gelegenheit hatte, scheint

[1]) In meinem Buch „Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie“ (zumal in der 2. Aufl. 1887) habe ich dieses Thema ausführlicher und klarer, als hier, behandelt. so wie auch die Wichtigkeit obiger Sätze für die gesammte Form der Pflanzen hervorgehoben. Vergl. Aumerkung p. 1025. Zusatz 1892.

diese Meinung zu bestätigen. Von Riccieen habe ich Riccia glauca 5 Monate lang auf der oberen Horizontal- und vorderen Vertikalfläche eines feuchten Lehmklumpens mit bestem Erfolg genau in der Art wie sonst die Marchantien kultivirt und am Thallus dasselbe Verhalten gefunden; nur fiel auf, dass die Riccien bei gleicher Beleuchtung sich weniger von dem Substrat abhoben, als die Marchantien, was vielleicht auf ein geringeres Lichtbedürfniss für gleiche Ausdehnung der Oberseite hinweisen könnte. Ebenso in der Hauptsache wie Marchantia verhielt sich bei Kultur auf Lehmklumpen und Erde unter schiefer Beleuchtung auch Aneura multifida und verschiedene foliose Jungermannien. Bei Anthoceros ist der Thallus entschieden plagiotrop, die stielförmigen Früchte sind orthotrop und stark positiv heliotropisch. — Indem ich weiterhin auf die Laubmoose zurückkomme, möchte ich zuvor einige Wahrnehmungen über Pilze und Flechten einschalten. Besonders klar liegen die Verhältnisse der Anisotropie bei den gestielten Hutpilzen unter den Hymenomyceten, bei denen ich schon 1860 die Thatsache konstatirte[1]), dass die Stiele der Fruchtkörper ihren aufrechten Stand einem sehr entwickelten negativen Geotropismus verdanken, wodurch zugleich der ihm rechtwinkelig aufgesetzte Hut horizontal gestellt wird, während die Hymenialvorsprünge (Zapfen von Hydnum, Röhren von Boletus, Lamellen von Agaricus) den positiven Geotropismus besitzen und sich immer vertikal abwärts zu stellen suchen. Dasselbe geschieht offenbar aber auch bei den ungestielten halben Hüten vieler Boletus, Trametes u. s. w., welche aus Baumstämmen und Aesten hervorwachsen, bei denen es jedoch zweifelhaft bleibt, welchen Ursachen in diesen Fällen das sterile Hutgewebe seine Richtung zum Horizont und zur Unterlage verdankt und ob dabei das Licht mitwirkt. Dass viele Pilze auch positiv heliotropisch sind (neben ihrem Geotropismus) ist bekannt; von den Fruchtkörpern der Sordarien wurde es zuerst von Woronin angegeben[2]); bei den Fruchtträgern der Mukorineen und vieler Agarici (z. B. den auf Pferdemist wachsenden Coprinus) ist es leicht zu konstatiren; und wenn keine Bilateralität mit ins Spiel kommt, verhalten sich die Pilze wie andere orthotrope Pflanzen unter dem gleichzeitigen Einfluss von Heliotropismus und Geotropismus, die gestielten Hutpilze speziell so, wie die Träger der Marchantia. Entschieden plagiotrop sind die Telephoren, von denen ich ein lehrreiches Beispiel auf einer alten, zum Glätten der Erde benutzten Holzwalze fand, die seit Monaten (im Winter) ruhig gelegen hatte. Fig. 97 stellt einen idealen Querschnitt derselben mit den darauf wachsenden Telephoren dar. Die auf der Oberseite

1) Vergl. darüber Hofmeister in Berichten der Sächs. Gesellsch. 1860. p. 191.

2) Ein sehr kräftiges auf dem Wurzelstock eines Baumes wachsendes Exemplar von Xylaria polymorpha, das ich nahezu zwei Jahre kultivirte, zeigte sich an seinen zahlreichen jungen Sprossen höchst empfindlich für kleine Lichtdifferenzen und macht auch bei sehr schwachem Licht heliotropische Krümmungen. Zusatz 1892.

der Walze liegen dieser mit ihrer organischen Unterseite dicht an, ohne ein Hymenium zu entwickeln, und sind kreisrund; die weiter unten an der Böschung sitzenden stellen einen um so grösseren Theil ihres Hutes horizontal, je mehr sie sich dem vertikalen Theil des Kreises nähern, und verlieren dabei ihre Kreisform, während die freie Unterseite Hymenien bildet. Ganz eben solche Verhältnisse beobachtet man bei Polyporus fomentarius, der, wenn er auf der horizontalen Schnittfläche eines Baumstumpfes wächst, so dass seine Unterseite dieser ganz aufliegt, auch keine Hymenien bildet. Ob und wie hier das Licht etwa neben der Schwere auf die Richtung des Hutes einwirkt, muss ich dahin gestellt sein lassen, da ich Kulturen dieser Pilze nicht angestellt habe.

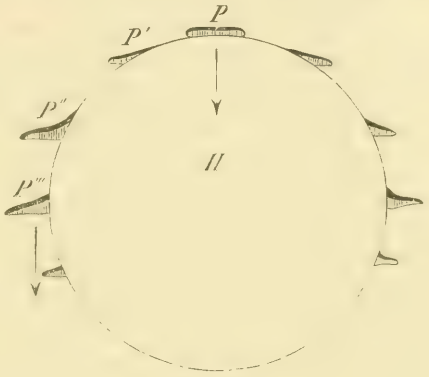


Fig. 97.

Zu den Flechten übergehend, lasse ich hier zunächst die Beobachtungen Stahl's[1]) über Endocarpon pusillum folgen: „Die im Freien an den der Sonne ausgesetzten Rainen wachsenden Lager von Endocarpon pusillum zeigen einen nahezu kreisförmigen Umriss. Die ältesten Theile des Thallus sind die mittleren dem centralen Rhizinenstrang genäherten; durch Marginalwachsthum nimmt der Thallus an Umfang zu, und zwar ungefähr gleichmässig nach allen Richtungen, wodurch die oben erwähnte cirkuläre Gestalt des Lagers bedingt wird. Ganz gleich verhalten sich Kulturexemplare, welche während ihrer Entwickelung einer von allen Seiten sehr gleichmässigen Beleuchtung ausgesetzt worden waren."

„Trägt man aber Sorge, dass die Kulturen konstant nur von einer Seite und zwar durch schief auf die Lehmfläche auffallendes Licht beleuchtet werden, so findet das Randwachsthum nicht mehr gleichmässig nach allen Richtungen statt. Die Thallusfläche vergrössert sich fast ausschliesslich nach der von der Lichtquelle abgekehrten Seite; an der entgegengesetzten, dem Lichte zugewendeten Seite hört das Wachsthum auf oder wird wenigstens auf ein Minimum reduzirt. Dadurch kommt an unter solchen Bedingungen herangewachsenen Lagern der Rhizinenstrang und mit ihm der Anheftungspunkt des Lagers nicht mehr in das Centrum, sondern an die eine (der Lichtquelle zugekehrte) Seite desselben zu liegen. Zugleich bleibt der Thallus nicht mehr dem horizontalen Substrate angeschmiegt, sondern hebt sich von demselben unter Bildung eines mehr oder weniger steilen Winkels

1) E. Stahl, Beiträge zur Entwickelungs-Geschichte der Flechten. II. p. 18. 1877.

ab, dessen Scheitel die Anheftungsstelle des Lagers bildet. Auf diese Weise wird die Thallusoberfläche der Lichtquelle zugewendet und kommt in eine für die Assimilation günstige Lage."

„Die vom Lichte abgekehrte Seite zeigt die Beschaffenheit der im gewöhnlichen Falle dem Substrat angeschmiegten Thallusunterseite; sie ist reichlich mit Rhizinen versehen, Geschlechtsorgane werden nur an der Lichtseite erzeugt. An älteren Exemplaren von Endocarpon, welche bereits die normale Thallusstruktur zeigen, macht sich der schädliche Einfluss übermässiger Feuchtigkeit in einer Aufgedunsenheit des Lagers bemerkbar, wobei vorzugsweise die Thallusränder verunstaltet werden. Der äusserste gonidienfreie Rand, welcher an gesunden, unter normalen Bedingungen gewachsenen Lagern bloss einen schmalen weissen Saum bildet, schwillt unter diesen Umständen hypertrophisch an zu einem weissen schwammigen Hyphengeflecht, in welchem nur wenige Gonidien enthalten sind."

„In noch auffallenderem Maasse werden diejenigen Thallusanlagen verändert, bei welchen die Rinde noch auf eine einfache Zelllage beschränkt ist. Die einzelnen Zellen dieser Schicht, welche bei normalem Entwickelungsgang papillenartig auswachsen, um durch ihre Vereinigung die aus zur Thallusoberfläche senkrechten Zellreihen bestehende Rinde zu bilden, verlängern sich unter dem Einfluss zu grosser Feuchtigkeit abnormer Weise und wachsen zu langen quergegliederten Fäden aus, die, bei gleichmässiger Beleuchtung, nach allen Richtungen von der Thallusanlage ausstrahlen, bei einseitiger Lichtzufuhr dagegen, wie viele andere Pilzhyphen (Sporangienstiele von Mukor, Philobolus u. s. w.) der Lichtquelle entgegenwachsen. Wenn aber die Wachsthumsrichtung dieser abnorm sich verlängernden Hyphen in so auffallendem Maasse durch das Licht beeinflusst wird, so ist anzunehmen, dass dieselben auch dann, wenn sie sich normaler Weise zu Rindenzellen ausbilden, diesem Einfluss folgen und dazu beitragen, die Oberfläche des sich aufbauenden Thallus dem Lichte zuzukehren. Sollte sich diese Vermuthung durch weitere Versuche bestätigen, so hätten wir hier den Fall, dass die zu dem einfallenden Lichte senkrechte Richtung eines Pflanzentheils durch den positiven Heliotropismus seiner einzelnen Komponenten bedingt würde."

Es ist aus dieser Darstellung zu ersehen, dass sich Endocarpon pusillum ähnlich verhält wie der Thallus von Marchantia; warum die dem Lichte zugekehrte Hälfte der Scheibe, die sich dem Boden dicht anlegen sollte, hier verkümmert, ist wohl noch weiter zu untersuchen. Stahl's Bemerkung am Schluss des Citats zeigt, dass er auf ganz anderem Wege als früher wir zu der Ansicht gelangt ist, dass plagiotrope Organe aus Elementen zusammengesetzt sein können, welche an sich die Eigenschaften orthotroper Organe (hier den positiven Heliotropismus) besitzen. Indessen genügt diese Thatsache noch nicht, zu erklären, warum ein aus solchen Elementen zu-

sammengesetztes Organ plagiotrop ist, sich vom Boden abhebt und zum Lichte quer stellt. Dazu bedarf es einer dorsiventralen Bilateralität des ganzen Organs, die man sich so denken kann, dass die einzelnen orthotropen Elemente auch einen Gegensatz von „Spitze und Basis" besitzen und dabei so geordnet sind, dass alle Elemente des Organs ihre Spitze nach einer, ihre Basis nach der anderen Seite kehren und dabei quer zur Längsachse des ganzen Organs stehen [1]), so dass an dem Organ eine Rücken- (Licht-) und eine Wurzel- (Schatten-) Seite zu Stande kommt; oder anders gesagt, man kann sich eine plagiotrope Scheibe auch so vorstellen, als ob man sie aus einem orthotropen Organ durch zwei Querschnitte herausgeschnitten hätte, wenn man nur beachtet, dass eine Querscheibe eines orthotropen Organs eine basale und eine akroskope Fläche hat, die nothwendig eine gewisse, wenn auch nicht sichtbare Verschiedenheit, eine Art polaren Gegensatzes darbieten müssen, wie das ganze Organ selbst; eine solche Querscheibe (z. B. aus einem orthotropen Stamm oder einer Hauptwurzel) ist also in dem Sinne dorsiventral, dass sie eine basiskope und eine akroskope Seite (Querschnittsfläche) besitzt. Es hat denselben Sinn, ob man sagt, ein dorsiventrales Gebilde, wie die Thallusscheibe von Endocarpon pusillum, sei aus orthotropen Elementen zusammengesetzt, oder die Querscheibe eines orthotropen Organes sei ein plagiotropes Gebilde. Man könnte hier einwenden, dass diese theoretische Folgerung experimentell nicht zu bestätigen sei, da eine Querscheibe genannter Art bei schiefer Beleuchtung wohl kaum die entsprechende Krümmung (wie ein Marchantiaspross) annehmen würde; allein es bedarf dieses Versuchs gar nicht; man denke sich die fragliche Scheibe aus einem unter schiefer Beleuchtung heliotropisch gekrümmten Stengel herausgeschnitten und dabei in der ihr zukommenden Lage belassen, so hat die Scheibe eben die Lage, welche sie als plagiotropes Gebilde unter gleicher Beleuchtung annehmen würde.

Um nun wieder zu den Flechten zurückzukehren, wurde schon oben über Peltigera canina, Cetraria islandica und Cladonia pyxidata das Nöthige gesagt. Gerade so verhält sich auch Sticta pulmonacea; auf horizontaler oder schiefer Unterlage fest angewachsen, erheben sich die abwärts gerichteten Thalluslappen, wenn die Flechte an senkrechten Baumstämmen wächst, frei in die Luft, während die aufwärts wachsenden Lappen dem Baume fest angedrückt sind, also ganz wie Marchantia in Fig. 91. Nicht so ist es bei vielen Imbrikarien und Parmelien (z. B. parientina); sie sind auch an senkrechten Baumstämmen oder Mauern diesen überall dicht angewachsen; und ebenso verhalten sich unter den Lebermoosen Radula und Frullania Tama-

[1]) Man vergl. hiermit das oben p. 1024 über Marchantia Gesagte. Zusatz 1892.

riscina. Ob hier noch die schwache Lichtkomponente, welche die Oberseite der Pflanze horizontal oder selbst von unten her trifft, hinreicht, sie an das Substrat anzudrücken, oder ob andere Kräfte mitwirken, wird weiter zu untersuchen sein.

Den Formen, welche ihren Typus in Marchantia finden, sind, um das hier einzuschalten, die Prothallien der Farne[1]) beizuzählen. Auf Torfziegeln ausgesäete Sporen von Ceratopteris, Aneimia, Woodwardia radicans und Ceratodactilis osmundacea ergaben Prothallien, dis in jeder Beziehung den aus Sporen erwachsenen Marchantien betreffs ihres Plagiotropismus glichen. Alte und grosse Prothallien rollen sich oft so zusammen, dass sie einen auf der Spitze stehenden Hohlkegel darstellen, dessen Achse vertikal steht, entsprechend dem oben über die Einrollung Gesagten.

Unter den Laubmoosen sind die Laubstämmchen der acrocarpen vorwiegend radiär gebaut und deshalb orthotrop (Polytrichum, Funaria, Pottia, Bryum, Mnium u. s. w.); manche haben orthotrope Hauptsprosse und plagiotrope Ausläufer (wie Mnium undulatum); andere wieder bilden bilaterale dorsiventrale Verzweigungssysteme, wie Thuidium tamariscinum und Hylocomium splendens, die sich betreffs ihres Plagiotropismus wie Thalluslappen von Marchantia verhalten, soweit ich nach den Vorkommnissen in Wäldern, auf horizontalem, schiefem und vertikal abschüssigem Standort urtheilen kann. Etwas genauer, doch keineswegs erschöpfend, habe ich den Plagiotropismus von Fissidens adiantoides studirt. An steilen, fast senkrechten Grabenrändern in Wäldern sind die zweizeilig beblätterten Stengel so gestellt, dass ihre Spitze schief abwärts ragt (wie die abwärts gerichteten Lappen von Marchantia, Fig. 91), wobei die eine flache Seite des Laubes abwärts, die andere (Lichtseite) aufwärts gekehrt ist. Die Früchte (wie wohl die meisten Laubmoosfrüchte) sind dagegen orthotrop und ragen über das Laub so hervor, dass sie auf der Ebene desselben nahezu rechtwinkelig aufwärts stehen, den Schnabel nach aussen, dem Licht zugekehrt. Bei der Kultur auf sehr abschüssigem Boden vor dem Fenster gelang es mir jedoch noch nicht, diese Stellung der Pflänzchen zu erzielen, sie standen vielmehr schief aufwärts, fast rechtwinkelig auf dem schiefen Substrat; doch waren diese Kulturen nicht sehr kräftig. F. taxifolius auf ebenem Boden in einem Blumentopf, bedeckt mit einem jener Zinkkästen und mit der Glasscheibe desselben nach Norden gekehrt, wächst seit etwa 4 Monaten recht kräftig; die jetzt lebenden Pflanzen sind sämmtlich während der Kultur neu entstanden. Sie alle kehren die eine flache Seite dem Licht, die andere dem Schatten zu, stehen dabei aber beinahe senkrecht, nur schwach rückwärts geneigt. In der Hauptsache verhält sich Fissidens also wie ein Marchantiaspross; es scheint aber das

1) Vergl. über diese Wiegand, Botan. Untersuch. 1854, p. 25. u. Sachs, Botan. Zeitung 1863. Beilage p. 8.

Grössenverhältniss zwischen negativem Heliotropismus (oder Epinastie der Lichtseite) und negativem Geotropismus ein anderes zu sein, denn bei der letztgenannten Kultur war die Beleuchtung genau dieselbe, wie bei den Marchantien, deren Sprosse dabei eine Neigung von circa 45 ° rückwärts hatten.

Ein sehr merkwürdiges, in gewissem Sinne an das der Pflänzchen von Fissidens sich anschliessendes Verhalten zeigt das oberirdische Protonema der von mir beobachteten Funaria hygrometrica. Auf Torfziegeln wurden die Sporen in möglichst geringer Zahl (mittels einer Nadelspitze) ausgesäet; die Ziegeln dann genau in derselben Art, wie die mit Marchantien besäeten behandelt, unter Zinkkästen einseitiger schiefer Beleuchtung ausgesetzt. Die über das Substrat hinaus wachsenden sehr kräftigen Protonemasprosse bildeten nun bilaterale Verzweigungssysteme der Art, dass diese auf der Oberseite und Vorderseite des Topfes die eine Fläche dem Lichte, die andere dem Schatten zukehrten; solche Systeme standen meist mehrere coulissenartig hintereinander und vollkommen parallel; die Kultur machte in Folge dessen den Eindruck etwa wie ein Rokokogarten in Miniatur mit seinen geraden, mauerähnlichen regelmässigen Hecken. Die Hecken standen aber nicht senkrecht, sondern alle schief, so dass das einfallende Licht ihre Vorderfläche nahezu rechtwinkelig traf, also die auf der horizontalen Oberseite des Torfes schief rückwärts, die auf der vertikalen Vorderseite schief abwärts geneigt. Diese Uebereinstimmung mit den Marchantiasprossen zeigte sich auch an der rechten und linken Flanke des Ziegels, die vom Licht nur gestreift wurden; die bilateralen Verzweigungssysteme bildeten auf den vertikalen Flanken schief aufsteigende Hecken, die vom Licht ebenfalls nahezu rechtwinkelig getroffen wurden, geradeso wie die entsprechend gestellten Marchantiasprosse.

In diesem Zustande hält sich das Protonema wochenlang, dann entsprossen ihm Tausende von Laubstengeln, die sich streng orthotrop zeigen und (bei der schiefen Beleuchtung) schief aufsteigend dem Licht entgegenwachsen, wie die Fruchtträger der Marchantia.

In der vierten Auflage meines Lehrbuches p. 360 (auch in früheren Auflagen) findet man einen solchen oberirdischen Protonemaspross von Funaria abgebildet, doch waren die meiner Kulturen viel reicher verzweigt und die Zweigsysteme nach rechts und links flach ausgebreitet, etwa so wie bei Thuja. Ich habe leider versäumt, nachzusehen, ob die Seitenzweige der aufrechten Hauptsprosse ausschliesslich rechts und links an diesen entspringen, wie die Blätter von Fissidens aus ihrem Stamm, oder ob sie vielleicht erst durch Drehung zweireihig werden; doch glaube ich, ist das Erste der Fall, worauf auch die citirte Figur des Lehrbuches hindeutet [1]). Wir hätten also

[1]) Bei späteren Untersuchungen hat sich meine Verwerthung als völlig richtig herausgestellt. Zusatz 1892.

einen der Fälle, wo das Licht nicht krümmend einwirkt, sondern den Ort der ersten Anlage neuer Theile bestimmt. Jedenfalls ist das Protonema von Funaria (und wohl auch anderer Moose) ein des sorgfältigsten Studiums werthes Objekt.

So wie bei diesen nun die Seitenzweige der aufrechten Protonemaäste rechts und links unter den Segmentwänden hervorsprossen, so wachsen auch am Stammscheitel von Fissidens die Blätter rechts und links aus den Segmenten der Scheitelzelle hervor. Diese ist bei Fissidens bekanntlich eine zweischneidige, so lange der Stamm am Licht wächst, und nach dem oben Gesagten liegt die beide Segmentreihen des Stammes halbirende Ebene rechtwinkelig zum Licht. Es zeigt dies, dass in Folge des Einflusses, den das Licht auf die Gestalt des Vegetationspunktes ausübt, auch (nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Scheidung) die Zellwände eine bestimmte Orientirung zum Licht haben müssen, obwohl dieses unmittelbar auf die Entstehung der Wände nicht einwirkt. Ganz dasselbe würde sich bezüglich der Blattstellung und Form der Scheitelzelle bezüglich der Lichtrichtung bei Selaginella ergeben.

II. Plagiotropismus einiger Phanerogamen.

§ 7. Hedera Helix.

Der Epheu theilt mit Marchantia die Eigenthümlichkeit, dass die rein vegetativen Sprosse (hier freilich belaubte Achsen, dort Thalluslappen) sämmtlich dorsiventral gebaut und plagiotrop gerichtet sind, wogegen diejenigen Sprosse, welche in späteren Lebensjahren der Pflanze die Fruktifikation vorbereiten und tragen, entschieden radiär organisirt und orthotrop gerichtet sind. — Bei genauerer Vergleichung finden sich jedoch Unterschiede, welche für die Kenntniss der Anisotropie der Pflanzen von Interesse sind; vor allem, um dies sogleich zu erwähnen, ist bei dem Epheu die Dorsiventralität nicht so scharf ausgeprägt, wie bei Marchantia; sie lässt sich durch Beleuchtung umkehren, wenn auch nicht an ausgewachsenen, so doch an den neu zuwachsenden Partien eines plagiotropen Sprosses.

Einige Keimpflanzen, die ich seit drei Monaten in Töpfen am Fenster kultivire (leider eine zu geringe Anzahl, nur drei) und deren Stellung zum Licht seit dem Auftauchen der Kotyledonen aus der Erde niemals verändert wurde, zeigten Folgendes: Das hypokotyle Glied war bei allen bis zur völligen Entfaltung der Kotyledonen und zum Erscheinen der ersten Laubblätter dem Fenster konkav zugeneigt, also positiv heliotropisch und dabei selbstverständlich negativ geotropisch. Die drei Pflanzen waren dabei zufällig so orientirt, dass die beiden Kotyledonen rechts und links standen, die vertikale Krümmungsebene also zwischen dieselben fiel. — Einige Wochen später hatte sich die Keimknospe zwischen den Kotyledonen bei allen dreien so weit entwickelt, dass der neue Spross 5 und 6 Blätter besass.

An dem schwächsten fünfblätterigen Spross waren die Internodien zusammen nur etwa 3—4 mm lang, die dicht übereinander stehenden Blätter zweireihig alternirend so gestellt, dass die Foliationsebene zwischen die Kotyledonen fiel, also mit der heliotropischen Krümmungsebene identisch war. Das sehr geringe Längenwachsthum dieses Sprosses scheint durch eine Abnormität der Kotyledonen veranlasst, welche mit ihrem hinteren (dem Zimmer zugekehrten) Rande verwachsen sind, so dass die Knospe, deren erstes Blatt auf der nicht verwachsenen Seite (der Lichtseite) hervortrat, sich auf der Lichtseite herausdrängen musste. Auch nach drei Monaten war der kurze Spross ebenso wie das hypokotyle Glied noch ein wenig konkav zum Fenster gekrümmt.

Der Hauptspross der zweiten Pflanze hatte seine fünf Laubblätter ebenfalls alternirend vorn und hinten erzeugt, das erste derselben auf der Schattenseite; die Foliationsebene lag also auch hier in der Richtung der heliotropen Krümmungsebene. Die früher positiv heliotropische Krümmung des hypokotylen Gliedes hatte sich unterdessen verloren, dasselbe war an seinem untersten Theil rückwärts gekrümmt, so dass die ganze übrige Achse etwa unter 45^0 rückwärts (nach der Schattenseite) hinneigte; dabei war die Achse aber ein wenig nach links gekrümmt und, wie es scheint, ein wenig tordirt; so dass das 4. und 5. Blatt nicht mehr genau hinten und vorn standen; auch ein späteres 6. Blatt verhielt sich so.

Der Hauptspross der dritten kräftigsten und offenbar ganz normal entwickelten Keimpflanze war gleichzeitig mit jenen auf 5,5 cm Länge herangewachsen; auch hier stand das erste Laubblatt auf der Schattenseite (hinten), das zweite auf der Lichtseite, das dritte wie das erste, das vierte wie das zweite; die Foliationsebene dieser vier ersten Blätter lag also auch hier wie bei den beiden anderen Pflanzen rechtwinkelig mit der Mediane der Kotyledonen und gleichsinnig mit der heliotropischen Krümmungsebene. In der Zeit, wo die ersten sechs Laubblätter völlig entwickelt waren, zeigte das früher positiv heliotropische hypokotyle Glied seiner ganzen Länge nach die entgegengesetzte Krümmung konvex gegen das Fenster, wodurch die drei ersten Internodien bereits eine Neigung nach rückwärts (zum Schatten) erhielten; an der Insertionsstelle des vierten, auf der Lichtseite stehenden Blattes machte der Spross plötzlich ein Knie, so dass die nun folgenden Internodien gerade horizontale Richtung erhielten, in welcher der Spross auch fortgewachsen ist; die Knospe ist gerade gegen das Zimmer gewendet. Das hinter dem Knie entspringende fünfte Blatt steht schief nach links unten, das sechste schief nach rechts oben, ebenso das siebente und achte Blatt; erst das neunte und zehnte stehen genau links und rechts. Die Foliationsebene, anfangs vertikal, dreht sich also langsam so, dass sie horizontal (am horizontalen Sprosse) wird. Ob dies bereits in der Knospe oder durch eine Drehung der wachsenden Achse geschieht, lässt sich nicht entscheiden, daher

auch die etwaige Mitwirkung des Lichtes nicht genau ermessen. Dass die Rückwärtskrümmung des hypokotylen Gliedes und der Sprossachse jedoch eine Lichtwirkung ist, leidet keinen Zweifel; ebenso, dass die später horizontale Lage der Foliationsebene der rechts und links alternirenden Blätter (hinter dem 5. und 6. Blatte) eine wenigstens mittelbare Folge der Beleuchtung ist. Die anfangs ihrer inneren Symmetrie nach radiär und orthotrop angelegte Keimpflanze wird also an ihrem Hauptspross dorsiventral und plagiotrop, dieser gleicht genau den an Mauern und Bäumen emporkletternden Sprossen älterer Pflanzen.

Ich will hier sogleich noch hinzufügen, dass die Achselsprosse, welche unter Umständen an plagiotropen Epheuzweigen entspringen, genau dieselbe Bilateralität besitzen, wie ihre Muttersprosse. Der Seitenspross (Taf. VIII, Fig. 7) bildet ein oder zwei Vorblätter, von denen das erste immer dem Muttersprosse adossirt, das zweite dem Tragblatt zugekehrt ist; die folgenden Laubblätter setzen diese Alternation fort und der Seitenspross ist nun genau so wie der Muttersprosse orientirt, ohne dass er nöthig hätte, eine Drehung zu machen[1]).

Die oben beschriebenen Keimpflanzen legen den Gedanken nahe, dass es vielleicht möglich sein wird, Epheupflanzen an langsam drehender Horizontalachse so zu kultiviren, dass der Hauptspross radiär bleibt und nicht plagiotrop und dorsiventral wird.

Ob man bei dem Epheu mehr, als bei Marchantia berechtigt ist, die vom Licht bewirkte Rückwärtskrümmung eine negativ heliotropische zu nennen (vgl. oben p. 1015), will ich hier nicht entscheiden; um jedoch dem hier bereits eingeführten Sprachgebrauch nicht entgegenzutreten, will ich (ohne jede Voreingenommenheit in der Sache selbst) die betreffende Lichtwirkung an den plagiotropen Epheusprossen hier als negativen Heliotropismus bezeichnen, um eben einen Namen für eine Erscheinung zu haben, die hier nicht in ihren Ursachen, wohl aber in ihren Wirkungen weiter verfolgt werden soll. Zudem zeigen die fraglichen Epheusprosse noch Epinastie auf der dauernd beleuchteten Seite.

Wächst eine Keimpflanze, wie die dritte vorhin beschriebene, in der Nähe einer Mauer oder Felswand u. dgl., so muss der Laubspross sich nach dieser hinkrümmen, weil das stärkere Licht von der anderen Seite kommt; die Schatten- oder Bauchseite des Sprosses legt sich fest an die vertikale Wand, da ja die negative heliotropische Krümmung so stark ist, um den Spross, wenn kein Hinderniss da wäre, horizontal hinüberzudrücken. Zudem wird der Spross auch bald durch Haftwurzeln an der Wand befestigt und

1) Vergl. damit Begonia (in meinem Lehrb. II. Aufl., p. 188), wo die Foliationsebene des Achselsprosses rechtwinkelig oder schief auf der des Muttersprosses steht und bei plagiotropem Wuchs eine Drehung des Achselsprosses nöthig wird.

steigt nun, dieser bis an die Spitze angeschmiegt, senkrecht empor; letzteres offenbar in Folge eines dem Spross inwohnenden Geotropismus, der ihn verhindert, nach links oder rechts zu neigen. Die nun entstehenden Seitensprosse aber wachsen unter einem schiefen, nach oben spitzen Winkel [1]), und da sie, wie oben gesagt, genau so wie der Muttersprоss, betreffs ihrer Dorsiventralität orientirt sind, schmiegen sie sich sofort ebenfalls der Mauer an. So wird diese nach und nach von verschiedenen Sprossgenerationen, die ein fächerförmiges Strahlensystem bilden, bedeckt und die Sprosse wachsen nun hinauf bis an die Kante der Mauer, wo sie dann mit ihrem Gipfel sofort umbiegen, ihre bisherige Schattenseite der horizontalen Oberfläche der Mauer fest andrücken und so quer hinüberwachsen, bis sie wieder an die andere Kante kommen; hier biegen sie aber nicht etwa scharf abwärts, um nun der andern Vertikalfläche dicht angeschmiegt abwärts zu wachsen; vielmehr wachsen sie über diese Kante der Mauer gerade aus fort, oft ganz horizontal in die Luft hinaus bis 50 cm weit, worauf sie bei weiterer Verlängerung durch ihr eignes Gewicht hinabsinken, oder sie biegen ein wenig abwärts oder endlich kommt es in seltenen Fällen vor, dass sie beinahe vertikal abwärts gehen, doch ohne sich anzuschmiegen, was, nach dem später zu Sagenden, wohl von der Lichtintensität abhängen dürfte [2]).

Wenn nun die eine Seite der Mauer mit solchen angeschmiegten Sprossen dicht bedeckt ist, dann tritt eine andere Erscheinung auf; es entstehen sehr zahlreiche Sprosse, welche genau so wie jene organisirt sind, sich aber von der Mauer hinwegwenden, indem sie horizontal oder etwas schief abwärts gerichtet sind und ihre Schatten- (Wurzel-) Seite abwärts kehren (Fig. 1, Taf. VIII). Man bemerkt jedoch, dass auch ihr Ursprungsort an der Mauer einen Einfluss auf den Winkel übt, unter welchem sie gegen den Horizont geneigt sind; die oben auf der Mauer entspringenden „Schwebesprosse", wie ich sie nennen will, bleiben lange horizontal, je tiefer unten an einer hohen Mauer sie auftreten, desto schiefer sind sie mit der Spitze gleich anfangs abwärts gerichtet. Uebrigens gilt das soeben Gesagte nur für Sprosse, welche 30—50 cm Länge noch nicht überschritten haben; werden sie länger, so biegen sie unter ihrer eignen Last abwärts, dabei bemerkt man aber, dass die Sprossenden wieder mehr aufwärts wachsen und ihre ursprüngliche Richtung einzunehmen suchen, was meist zu einer Bogenform führt, deren Konvexität nach unten gekehrt ist. — Dass diese Schwebesprosse übrigens von derselben Natur und Organisation sind, wie die angeschmiegt kletternden,

[1]) Dieser in vertikaler Ebene schiefe Wuchs weist darauf hin, dass die Wirkung des Geotropismus durch eine Gegenkraft auf der Innenflanke, die dem Muttersprоss zugekehrt ist, gehindert wird.

[2]) Ein in mancher Beziehung ähnliches Verhalten beschreibt Frank (Botan. Zeitung 1873, p. 36, 37) bei Polygonum aviculare.

zeigt sich, wenn man sie abschneidet, in Erde setzt und an einer Mauer emporklettern lässt.

Um nun das Gesammtbild des normal wachsenden Epheus zu vervollständigen, ist noch zu erwähnen, dass nach einigen Jahren die ersten orthotropen Sprosse gewöhnlich am höchsten Punkt, den die plagiotropen erreicht haben, eintreten; man sieht daher mit Epheu überkleidete Mauern oben mit den charakteristisch geformten Fruchtsprossen besetzt; doch kommen später solche auch aus dem Sprossgewirre der vertikalen Mauerseite hervor, aber meist ohne hier zu fruktifiziren.

Diese radiär gebauten orthotropen Sprosse unterscheiden sich von den dorsiventralen Kletter- und Schwebesprossen bekanntlich auch durch die Rautenform, dunkle Färbung und radiäre (2/5) Stellung ihrer Blätter, wogegen jene drei- oder fünflappige, oben helladerige, zweireihige Blätter tragen.

Sollte die Schwere oder das Licht einen Einfluss auf die Entstehung der orthotropen Sprosse ausüben, so müsste dieser doch durch besondere Eigenschaften vermittelt sein, die erst bei höherem Alter der Epheupflanze sich einstellen. Jedenfalls zeigt die Beobachtung, dass die orthotropen Sprosse als solche unmittelbar aus den Blattachseln von dorsiventralen Kletter- oder Schwebesprossen entstehen können, dass aber auch die Endknospe der letzteren selbst plötzlich oder nach und nach in einen orthotropen Spross sich umwandelt. Geschieht dies, wie ich wiederholt beobachtete, so verhält sich der plagiotrope, später orthotrop weiter wachsende Spross ganz ähnlich wie der dorsiventrale Thallus von Marchantia, der ja auch unmittelbar aus seinen Vegetationspunkten die orthotropen Fruchtträger erzeugt.

Uebrigens lassen sich für diesen direkten Uebergang eines dorsiventralen Sprosses in einen radiär gebauten wohl zahlreiche andere Beispiele finden. Ich will nur einige sehr verschiedene nennen. Vor allem die Ausläufer der Erdbeeren, welche der Erde dicht aufliegend dorsiventral und plagiotrop sind; soweit sie dies sind, bestehen sie aus 2—3 langen Internodien mit Niederblättern; plötzlich aber richtet sich die Endknospe des Ausläufers auf, bildet an kurzer Achse eine Rosette von aufsteigenden Laubblättern und absteigenden Wurzeln und aus dem letzten Niederblatt entspringt als Achselspross ein neuer Ausläufer. Ein anderes Beispiel liefert Castanea vesca; an den strauchförmigen Exemplaren unseres Gartens finde ich zahlreiche schief aufsteigende Sprosse, deren erste 5—11 Laubblätter streng zweizeilig (links und rechts) stehen, worauf ein oben oder unten stehendes Blatt auftritt und der Spross nun mit 2/5 Stellung weiter wächst, also radiär wird, jedoch ohne sich immer aufzurichten. Ganz ähnlich verhalten sich die schief aufsteigenden Sprosse von Colutea-Arten.

Diese und zahlreiche ähnliche Vorkommnisse zeigen deutlich genug, dass die Entscheidung darüber, ob ein Spross radiär und orthotrop oder ob er dorsiventral und plagiotrop werden solle, nicht so unmittelbar vom Licht

und der Schwere abhängen kann, wie Hofmeister[1]) früher dachte; diese seine Ansicht habe ich übrigens auf Grund eingehender Untersuchungen an Coniferen, Begonien und dikotylen Bäumen schon 1870 in der II. Auflage meines Lehrbuchs p. 183 ff. (und in den späteren Auflagen) widerlegt[2]); speziell auch seine unrichtige Angabe, dass die Foliationsebene der bilateralen Winterknospen der dikotylen Hölzer eine kausale Beziehung zur Schwere oder zum Licht zeige.

Zur weiteren Erhärtung der Thatsache, dass dieselbe Sprossachse anfangs dorsiventral und später radiär gebildet ist, daher anfangs plagiotrop und weiterhin in ihrer Verlängerung orthotrop wird, möchte ich hier noch einige spezielle Beobachtungen an Hedera Helix beibringen[3]).

Ein ziemlich genau zweizeiliger Schwebespross war vor drei Jahren von der Wand weggewachsen; als im folgenden Jahre seine Endknospe weiter wuchs, begann sofort $^2/_5$ Stellung der Blätter und dieser Theil der Achse krümmte sich schief aufwärts; die diesjährige Fortsetzung des Sprosses beginnt ebenfalls sofort mit $^2/_5$ Divergenz und ist so aufgekrümmt, dass die Endknospe fast vertikal steht; mit Eintritt der radiären Blattstellung trat auch die Rautenform der Blätter ein; ein Achselspross des diesjährigen (dorsiventralen) Stückes der Achse ist radiär gebildet und hat rautenförmige Blätter.

Ein etwa 100 cm langer anderer dreijähriger Spross kommt aus einer Wandspalte und ist an seiner älteren Partie sehr schief abwärts geneigt; dieser Theil ist dorsiventral gebildet. Als der Spross sich verlängerte, richtete er sich um $^1/_4$ Kreis auf, um mit leichter Rückwärtskrümmung horizontal fortzuwachsen; dieser Theil ist ebenfalls zweireihig beblättert. Die diesjährige Verlängerung des Sprosses endlich hat sich am unteren Theil aufwärts gekrümmt, so dass die Endknospe vertikal steht; die neun ersten Blätter dieses Stückes sind zweireihig, die folgenden sieben aber nach $^2/_5$ gestellt. Die Achselsprosse des drei- und des zweijährigen Theiles sind alle schief aufgerichtete Kurztriebe, meist radiär, mit $^2/_5$ Stellung der Blätter, manche mit 2—3 zweireihigen ersten Blättern; diese Sprosse haben vorwiegend rautenförmige Blätter, doch sind einige der älteren auch mit dreilappigen versehen.

Diese Sprosse zeigen also einen bald plötzlichen, bald allmählichen

[1]) Hofmeister, Morphologie 1868, p. 579.

[2]) Kny scheint diese ausführliche Darlegung in meinem Lehrbuch in seinen viel späteren Arbeiten (Sitzungsber. der Ges. natf. Freunde, Juli 1876, p. 106 u. März 1877, p. 7) übersehen zu haben.

[3]) Betreffs der Vertheilung des Plagiotropismus und Orthotropismus auf eine und dieselbe Achse oder auf verschiedene Achsengenerationen findet man übrigens weiter zu verwerthende Angaben auch in Braun's „Individuum der Pflanze" (Tafeln und ihre Erklärung), ferner sehr schätzbare Bemerkungen bei Irmisch, „Beiträge zur vergl. Morphologie" zerstreut, besonders in „Labiaten".

Uebergang aus dem bilateralen in den radiären Bau, wobei auch die Blattform Uebergänge zeigt und die plagiotrope in die orthotrope Richtung rasch oder langsam übergeht.

§ 8. Versuche mit plagiotropen Schwebesprossen des Epheus.

Es ist nicht meine Absicht, das Verhalten der orthotropen, die Fruchtbildung einleitenden Sprosse hier weiter zu verfolgen, und kehre nunmehr zu den plagiotropen Schwebesprossen zurück, die mir das Material zu zahlreichen Versuchen über die Ursachen des Plagiotropismus lieferten. Ich liess dieselben z. Th. an der Mutterpflanze, um Beobachtungen im Freien zu machen, die meisten aber wurden abgeschnitten, mit der Basis in Blumentöpfe gesetzt und nach 6—8 Wochen, wenn sie kräftig bewurzelt waren, zu den Versuchen benutzt. Der Gärtner hatte diese Setzlinge vertikal eingepflanzt und dann neben eine Mauer gestellt; sie hatten sich nach dieser hingekrümmt, so dass der unterdessen zugewachsene Theil des Sprosses nahezu horizontal frei schwebte.

Die Versuche zeigen nun zunächst, dass an der wachsenden Region dieser dorsiventralen Sprosse dreierlei Arten von Krümmungen vorkommen; nämlich 1. solche, die auf keine unmittelbare äussere Einwirkung zurückzuführen sind, aber immer dahin streben, die Oberseite des wachsenden Theils ein wenig konvex zu machen; dass jedoch diese Krümmung (welche im obigen Sinne eine epinastische ist und hier so genannt werden soll) eine mittelbare Wirkung (eine Nachwirkung) der Beleuchtung der Oberseite ist, folgt ohne Weiteres aus der unten zu konstatirenden Thatsache, dass die Entscheidung darüber, was Oberseite und Unterseite an einem solchen Sprosse sein soll, lediglich von dauernder Beleuchtung abhängt. Das Licht erzeugt an diesen Sprossen einen inneren Unterschied der beiden Längshälften und zwar so, dass (neben andern Eigenschaften) die stärker beleuchtete nun auch ohne direkte Lichtwirkung immer fort konvex zu werden strebt, was freilich nur unter bestimmten Umständen sichtbar wird. Hier haben wir also einen weiteren Fall, wo die Epinastie im obigen Sinne eine durch vorausgegangene dauernde Beleuchtung verursachte Eigenschaft des Organs ist [1]), gerade wie bei Marchantia. Uebrigens ist die Epinastie der plagiotropen

[1]) Carl Kraus (Flora 1878, p. 366) sagt: „Die sogenannten hyponastischen Krümmungen sind nichts Anderes als Nachwirkungen des Geotropismus, die sogenannten epinastischen Folge der Belastung und ihrer Nachwirkung". — Die obigen Auseinandersetzungen betreffs des Epheus und das früher über Marchantia Gesagte zeigen aber, dass in diesen Fällen die Epinastie eine „Nachwirkung" (wenn man so will) des Lichtes ist. Uebrigens ist der Ausdruck „Epinastie" eine Bezeichnung für einen durch Krümmung sich kundgebenden Zustand, der sehr verschiedenen Ursachen entspringen kann.

Epheusprosse von sehr geringer Intensität, d. h. sie bewirkt nur schwache Konvexitäten der wachsenden Region auf der organischen Oberseite.

Bindet man die vorher horizontalen Sprosse an einen vertikalen Stab, so dass der Gipfel von 8—10 cm Länge frei bleibt, so beobachtet man gewöhnlich nach 8—10 Stunden, zuweilen auch viel später die konvexe Krümmung der Oberseite; dies geschieht sowohl im Finstern, wie bei allseitig gleicher Beleuchtung und sogar dann, wenn die organische Unterseite etwas stärker beleuchtet ist, was ganz besonders deshalb von Interesse ist, weil im letzten Fall bei längerer Dauer die epinastische Krümmung wieder ausgeglichen wird und in die entgegengesetzte übergeht, indem nunmehr die negative heliotropische Konvexkrümmung der Unterseite eintritt (s. weiter unten). Reiner als in diesen Fällen erscheint die Epinastie, wenn man die Sprosse so horizontal in den finsteren Raum legt, dass die Foliationsebene senkrecht steht, also die eine Flanke des Sprosses unten, die andere oben liegt; in diesem Falle liegt die Ebene der epinastischen Krümmung horizontal, wenn man von der gleichzeitig eintretenden schwachen geotropischen Hebung absieht. Die epinastisch gekrümmte Stelle umfasst eine Länge von 2—3 cm und zwar so, dass die Mitte des gekrümmten Stückes etwa 1,5—2 cm von der Spitze des Sprosses entfernt liegt. Der Krümmungsradius ist dabei ziemlich gross, 2—3 cm, und der Bogen dürfte $^1/_8$ Kreis selten überschreiten.

Viel kräftiger ist die epinastische Krümmung z. B. bei den sehr schief oder horizontal wachsenden Sprossen von Atropa Belladonna, einer Pflanze, welche sich deshalb zu Vorlesungsdemonstrationen eignet. Im Juli abgeschnittene Sprosse von 25—30 cm Länge aufrecht in hohe Cylindergläser so gestellt, dass der 8—10 cm lange Gipfel vertikal herausragt, krümmen sich im Finstern in 10—15 Stunden so stark zurück, dass der 3—4 cm lange Gipfeltheil vollkommen horizontal wird, also bis zu der Lage, wo der Geotropismus seine maximale Wirkung erreicht. Auch bei allseitiger Beleuchtung und sogar dann, wenn die Ober- oder Unterseite etwas stärker beleuchtet wird, tritt diese Wirkung ein. Abgeschnittene Atropasprosse, in feuchten Sand horizontal so gesteckt, dass die eintretende epinastische Krümmung in horizontaler Ebene erfolgt (Flankenstellung), zeigen noch stärkere Krümmungen; die stärkste aber tritt ein, wenn man den Spross mit der Oberseite abwärts horizontal legt; die krümmungsfähige Stelle beschreibt jetzt (wie in Fig. 7 Taf. VIII) einen jähen Bogen von 120—180°, so dass der Gipfeltheil wieder horizontal oder schief aufwärts zu liegen kommt, mit der Oberseite oben. Die Epinastie dieser Sprosse ist so gross, dass sie durch Geotropismus und Heliotropismus nur wenig verdeckt wird.

Die zweite Art der Krümmungen, welche man an den plagiotropen Epheusprossen beobachtet, sind die geotropischen; jedoch ist die Reaktion gegen die Schwerkraft eine sehr unbedeutende und derjenigen sehr ähnlich,

die ich an den schiefen (plagiotropen) Nebenwurzeln beschrieben habe[1]). Legt man eingewurzelte Sprosse sammt ihren Töpfchen im finstern Raume horizontal, so dass die Ober- oder Unterseite, oder auch eine Flanke abwärts gekehrt ist, so bemerkt man bei gebührender Rücksicht auf die gleichsinnige oder gegensinnige Wirkung der Epinastie in 1—2 Tagen eine immer ziemlich flach bleibende Krümmung der wachsenden Region, die einen Bogen von etwa $^1/_8$—$^1/_{10}$ eines Kreises von 3—4 cm Radius darstellt (Taf. VIII Fig. 3). Im besten Falle wird die Spitze des Sprosses so weit aufgerichtet, dass sie gegen den Horizont um circa 45° geneigt bleibt; niemals sah ich sie vertikal aufgerichtet; also eine ganz ähnliche Erscheinung, wie der geotropische Grenzwinkel bei den plagiotropen Nebenwurzeln, den ich mir (s. o. p. 896) durch die Annahme zu erklären suchte, dass die geotropische Wirkung rascher als der Sinus des Neigungswinkels (sin γ) abnimmt; eine Annahme, die vorläufig auch für die Epheusprosse festgehalten werden kann.

Wird der Winkel γ (s. oben p. 1018) kleiner als 45°, so scheint die Sinuskomponente der Schwere schon zu klein, um noch fernere Krümmung zu bewirken, oder die in der Pflanze selbst liegenden Widerstände gegen die Krümmung zu besiegen. Es mag indessen diese Ansicht einer Bestätigung oder Widerlegung durch weitere experimentelle Untersuchung unterworfen werden.

Viel energischer krümmend als die Epinastie und der Geotropismus wirkt auf die plagiotropen Schwebesprosse des Epheus das gewöhnliche Tageslicht, wie es im Hochsommer bei heiterem Wetter gewöhnlich ist; nur von solchem Licht ist hier die Rede, da ich keine Gelegenheit hatte, mit bestimmt abgestuften Lichtintensitäten zu operiren. Die stärker beleuchtete Seite aufrecht befestigter Sprosse wird konvex, der Gipfel richtet sich schief oder horizontal nach der schwächer leuchtenden Seite des Raumes hin. Die Krümmung wird aber erst nach 8—10 Tagen[2]), oft noch später deutlich (vergl. Fig. 4 und 5 Taf. VIII) und braucht noch mehrere Tage, um ihr Maximum zu erreichen, d. h. dem nicht gekrümmten Gipfeltheil eine horizontale Lage zu geben (Fig. 6 Taf. VIII); tritt dieser Zustand ein, so ist der Gipfel bereits soweit verlängert, dass die stark gekrümmte Stelle 5—8 cm von ihm entfernt liegt. Dieser negative Heliotropismus macht sich also viel langsamer, wenn auch mit grösserer Energie geltend, als die Epinastie und der Geotropismus. Ob diesem negativen Heliotropismus, der sich durch eine Krümmung entfernt vom Scheitel des Sprosses so langsam geltend macht, ein positiver Heliotropismus des jüngsten Gipfeltheils der Achse

1) Vergl. diese „Arbeiten" Bd. I, p. 617 ff.

2) Dutrochet (Mem. II. 68) löste einen Kletterspross des Epheus vom Baumstamm ab, so dass der Gipfel um 1 Zoll von diesem entfernt war, und fand, dass er sich nach 6 Stunden wieder an diesen angelegt hatte; dies ist also bestimmt eine Wirkung der Epinastie und nicht des negativen Heliotropismus gewesen.

gegenüber steht, wie ich vor 13 Jahren angab, ist mir später zweifelhaft geworden. Man findet an Mauern angeschmiegte Kletterssprosse, die bis zum äussersten Gipfel der Mauer fest anliegen; oft freilich bemerkt man auch das Sprossende abgehoben und konkav auf der beleuchteten Aussenseite, aber immer sehr schwach; in vielen solchen Fällen ist aber die Achse selbst nur scheinbar gekrümmt; die Krümmung gehört vielmehr dem jüngsten Blattstiel, der scheinbar die Achse fortsetzt, und die Blattstiele des Epheus sind ja sehr stark positiv heliotropisch. Endlich giebt es wirklich Fälle, wo das letzte sichtbare Ende der Sprossachse selbst ein wenig konkav zum Licht gekrümmt ist. Diesen Beobachtungen gegenüber ist nun aber auch zu erwähnen, dass das hypokotyle Glied der Epheukeimpflanze anfangs sehr deutlich positiv heliotropisch ist und erst viel später negativ wird, dass hier also wirklich dasselbe Organ seine Reaktionen verändert; es ist also wenigstens der Analogie nach nicht unmöglich, dass dies auch an den Achsenenden der plagiotropen Sprosse so sein könnte und dass vielleicht nur die Dorsiventralität derselben das entsprechende Verhalten verdeckt. Ich wollte die Frage übrigens hier nur anregen und nicht entscheiden; für die Erklärung des Plagiotropismus dieser Sprosse ist sie ziemlich gleichgiltig. Obgleich bei dem Epheu die Verhältnisse sonst wesentlich anders liegen, als bei Marchantia, erklärt sich doch auch bei ihm das Verhalten der plagiotropen Sprosse aus dem Zusammenwirken der Epinastie, des Heliotropismus und Geotropismus.

Die an Stäben aufrecht befestigten Sprosse[1]) mit frei überragenden, 8—10 cm langen Gipfelstücken befanden sich z. Th. im Freien an den Mutterpflanzen an einer 1 m hohen Mauer, über welche sie hinausragten, so dass das Ostlicht die Unterseite, das Westlicht die organische Oberseite traf; ich will sogleich erwähnen, dass sie sich alle nach Osten hin krümmten, obgleich die Epinastie für die entgegengesetzte Krümmung hätte entscheiden müssen; ich schliesse daraus, dass die westlich gekehrte Bauchseite beträchtlich stärker beleuchtet wurde als die östlich gekehrte Rückenseite (früher Lichtseite); denn wie wir sogleich sehen werden, sind alle Seiten des Sprosses negativ heliotropisch. — Eine bei Weitem grössere Zahl von Versuchen wurde jedoch mit in Töpfen eingewurzelten Sprossen an den Nord- und Südfenstern gemacht; hier krümmten sich alle Sprosse nach dem Zimmer zurück, bis sie horizontal wurden (Fig. 6 Taf. VIII); es war dabei im Schlussresultat ganz gleichgiltig, ob die Bauchseite (Schattenseite, Wurzelseite) oder

[1]) An diesen aufgerichteten Sprossen treten nach 15—20 Tagen immer Achselsprosse aus 3 - 5 jüngeren Blattscheiden hervor, die jüngsten 2—3 Blätter produziren, da ihre Internodien bald horizontal werden, keine; diese Achselsprosse wachsen oft sehr kräftig fort. Es ist dieses Verhalten sehr merkwürdig, da bei orthotropen Sprossen das Austreiben von Achselknospen dem entgegen durch Abwärtsbiegen begünstigt wird.

die Rückenseite (bisherige Lichtseite) nach aussen gekehrt, also dem stärkeren Licht ausgesetzt[1]) war (Fig. 4 und 5 Taf. VIII). Durch dieses Verhalten unterscheidet sich der plagiotrope Epheuspross ganz wesentlich von dem der Marchantia; wird der letztere auf der Unterseite beleuchtet, so wird diese konkav und niemals tritt in diesem Falle eine Rückwärtskrümmung des Sprosses ein, weil eben der Marchantiathallus bei Beleuchtung der Wurzelseite entschieden positiv heliotropisch und eine Umkehrung der Dorsiventralität nicht möglich ist. Diese aber findet bei dem Epheu so vollständig statt, dass Sprosse, welche seit 3—4 Wochen auf ihrer früheren Wurzelseite beleuchtet sind, auf der früheren Rückenseite Wurzeln bilden (Fig. 6 Taf. VIII), während die Blätter sich so zurückkrümmen, dass man an dem Spross gar nicht mehr sieht, dass er sich in einer seiner früheren gerade entgegengesetzten Lage befindet; dies tritt auch dann sehr schön hervor, wenn man horizontal schwebende Sprosse im Freien so tordirt und befestigt, dass die Oberseite nach unten sieht; binnen einigen Tagen haben alle Theile das Aussehen, als ob nichts geschehen wäre, und die frühere Lichtseite bildet (jetzt als Unterseite) Wurzeln. Die Dorsiventralität des Epheus ist also viel abhängiger von äusseren Einflüssen, zumal dem Licht, als die der Marchantia und der Selaginella, deren Umkehrung Pfeffer vergeblich versucht hat (Bd. I. p. 94).

§ 9. Erklärungsversuche.

Betrachten wir nun das Zustandekommen der plagiotropen Stellung der Epheusprosse als das Resultat des Zusammenwirkens der verschiedenen krümmenden Kräfte, indem wir zunächst von den aufrecht befestigten Sprossen ausgehen, so muss anfangs vorwiegend die geringe Epinastie mit dem negativen Heliotropismus der Ober- oder Unterseite in Aktion treten; später aber, wenn der Spross bereits eine schiefe oder horizontale Lage angenommmen hat, muss ein Konflikt zwischen Epinastie und negativem Heliotropismus einerseits und dem Geotropismus andererseits eintreten.

Am vertikal aufgerichteten Spross kommt der Geotropismus zunächst kaum in Betracht, da wir oben sahen (§ 7), dass er schon bei einem Neigungswinkel von circa 45° unwirksam wird. Was die anderen beiden Kräfte betrifft, so handelt es sich zunächst darum, ob die Rückenseite oder die Wurzelseite des Sprosses stärker beleuchtet ist. Da das Licht jederzeit Konvexität der von ihm längere Zeit hindurch getroffenen Seite, sei diese Bauch oder Rücken, bewirkt, da andererseits die Epinastie immer nur die Rückenseite konvex zu machen sucht, so muss der Erfolg verschieden ausfallen, je nachdem bei sonst ganz gleichen Verhältnissen die Rückenseite oder die

[1]) Einmal trat jedoch unter etwa 30 Fällen auch der ein, dass die beleuchtete Wurzelseite sich konkav krümmte, statt konvex.

Bauchseite beleuchtet wird. Die Verschiedenheit zeigt sich darin, dass diejenigen Sprosse, welche auf der Bauchseite beleuchtet sind, um 3—4 Tage später ihre negativ heliotropische Krümmung zeigen, als die entgegengesetzt orientirten, wenn alle Sprosse neben einander an demselben Fenster stehen; denn bei jenem muss der negative Heliotropismus die Epinastie überwinden, bei diesen wird er von ihr unterstützt. Dies tritt besonders dann hervor, wenn die Beleuchtungsdifferenz der Bauch- und Rückenseite eine geringe ist (im Freien), dann bemerkt man in den aufgerichteten Sprossen nach 15—20 Stunden eine deutliche epinastische Krümmung der Rückenseite; diese verschwindet nach 2—3 Tagen, der Spross wird ganz gerade und erst nach abermals 4—5 Tagen tritt die entgegengesetzte negativ heliotropische Krümmung ein, die nun stetig fortschreitet[1]).

Ob die rechte und linke Flanke der Sprosse heliotropisch weniger empfindlich ist als die Bauch und Rückenseite, habe ich nicht untersucht; dass aber der Spross in Richtung der Medianebene sich leichter krümmt als in der die Flanken verbindenden Ebene, könnte auch daher rühren, dass er in jener Richtung dünner ist als in dieser, und jede krümmende Kraft wirkt nach Massgabe des Durchmessers in Richtung der Krümmungsebene. Diesem Umstand, verbunden mit der Epinastie, dürfte es zuzuschreiben sein, dass vertikal gestellte Sprosse, wenn sie mit einer Flanke dem Licht ausgesetzt sind, sich nicht einfach nach der Schattenseite hinkrümmen, sondern schief, so dass die Rückenseite schief nach aussen (dem Fenster zu) gewendet ist. Im weiteren Verfolg nehme ich auf dieses Verhalten keine Rücksicht und betrachte nur die Fälle, wo das Licht in der Medianebene des Sprosses einfällt und diese zugleich die Krümmungsebene ist.

Sobald in Folge der negativen heliotropischen Krümmung der wachsende Sprosstheil eine Neigung von circa 45° gegen den Horizont bekommen hat, muss der negative Geotropismus mit ins Spiel treten; anfangs wird er noch sehr gering wirken, je mehr aber der Spross in Folge des Heliotropismus in die horizontale Lage hinabgedrückt wird, desto grösser wird der geotropisch wirksame Winkel γ, und wenn endlich der Spross horizontal geworden ist, wirkt der Geotropismus mit seinem Maximum der Lichtkrümmung entgegen. Unter dem Einfluss hellen Tageslichtes am Fenster, wo die Richtung des wirksamen Strahls circa 45° gegen den Horizont sein mag, stellt sich nun der Epheuspross horizontal (Fig. 6 Taf. VIII) und behält diese Lage so lange, bis durch sein Längenwachsthum die Belastung des

[1]) Ich habe früher (Flora 1873, p. 327) gezeigt, dass die negative geotropische Krümmung orthotroper Sprosse mit der Zeit am Spross rückwärts schreitet, indem zuerst die raschest wachsende Stelle, zuletzt aber die langsamst wachsende die stärkste Krümmung hat; die negativ-heliotropische Krümmung der Epheusprosse (Fig. 4. Taf. VIII) steigt dagegen, wie ich einigemal bemerkte, mit der Zeit weiter aufwärts was jedoch näher zu untersuchen bleibt.

freischwebenden Theils gross genug wird, diesen herabzubiegen; letzteres Moment mag hier als selbstverständlich und unwesentlich auf sich beruhen [1]).

Fragen wir uns nun, warum der Spross Fig. 6 Taf. VIII in horizontaler Richtung ohne weitere Krümmung gerade aus fortwächst; warum tritt nicht z. B. am Gipfel abermals eine negativ heliotrope Krümmung ein, die ihn schief hinabdrückt? Denn dass dieser Gipfel auch jetzt noch negativ heliotropisch ist, erfährt man sofort, wenn man ihn aufrichtet. Es muss also am horizontalen Gipfel eine Kraft vorhanden sein, die ihn gerade so stark aufwärts krümmt, wie der negative Heliotropismus ihn abwärts krümmt; da beide sich das Gleichgewicht halten, wächst der Spross horizontal und gerade aus. Nun aber ist die Richtung des heliotropisch wirkenden Strahles eine schiefe, der Einfallswinkel des Strahles ist circa 45^0 (vgl. Fig. 10) und das Licht wirkt also nur mit der Komponente H sin 45^0, während die Schwerkraft den Spross rechtwinkelig trifft, also mit der vollen Kraft G wirkt. Daraus folgt, dass der Plagiotropismus bei den Epheusprossen auf entgegengesetzte Weise seine Gleichgewichtslage erreicht, wie bei Marchantia; dort fanden wir, dass bei gewöhnlichem Tageslicht der ganze Werth H nöthig war, um der Kraft G sin 45^0 das Gleichgewicht zu halten; hier bei dem Epheu dagegen hält H sin 45^0 dem ganzen G das Gleichgewicht [2]); oder mit anderen Worten, bei Marchantia ist der Geotropismus stärker als die Empfindlichkeit für Licht, bei dem Epheu dagegen umgekehrt der Heliotropismus stärker als der Geotropismus. Natürlich gilt diese relative Massbestimmung zunächst nur für gewöhnliches Tageslicht im Hochsommer.

Bei den soeben gemachten Erwägungen wurde die Epinastie, welche hier überall den negativen Geotropismus unterstützt, nicht weiter in Rechnung gezogen, theils weil ihre krümmende Wirkung ohnehin nur unbedeutend ist, und andererseits deshalb, weil nach dem früher Gesagten die Epinastie ebenso wie der negative Heliotropismus eine Lichtwirkung ist und es mir darauf ankam, die letztere in ihrem Verhältniss zum Geotropismus klarzulegen. Geradeso wie bei Marchantia wird es aber auch hier weiteren experimentellen Forschungen vorbehalten bleiben müssen, die Zahlenwerthe zu bestimmen, aus denen die Gleichgewichtslage der geradeaus wachsenden Sprosse berechnet werden kann.

Dass sich die Kletterssprosse des Epheus Mauern, Felswänden, Bäumen u. s. w. so fest anschmiegen, wie sie es wirklich thun, findet die einfache

[1]) Dass es sich bei dieser Abwärtskrümmung unter den obwaltenden Umständen nicht um eine Lichtwirkung handelt, zeigt sich, wenn man eine Pflanze mit horizontalem Gipfel so dreht, dass dieser hinaussieht, dem Freien zugekehrt ist. Er nimmt dann ganz dieselbe Neigung zum Horizont an, wie die dem Zimmer zugekehrten, obgleich bei ihm der sin α wächst, bei diesen dagegen kleiner (selbst Null) wird.

[2]) Ich bemerke nochmals, das die Grösse des Winkels 45^0 nur eine ungefähre ist, und nicht auf genauer Messung beruht.

Erklärung wohl darin, dass der negative Heliotropismus und die Epinastie hinreichen würden, dem Gipfeltheil eine nahezu horizontale Lage zu geben; ist nun die Stütze vertikal oder nur wenig schief, so wird die entsprechende rückwärts krümmende Kraft des Sprosses als Druck auf die Stütze sich geltend machen. Wären die Kletterssprosse des Epheus stärker geotropisch, als sie es wirklich sind, dann würden sie sich in Folge ihres Geotropismus vertikal zu stellen suchen und die Folge wäre die, dass an etwas abgeböschten Felswänden und schiefen Baumstämmen die Kletterssprosse sich ablösen oder lockern müssten; dass dies nicht geschieht, beweist von Neuem, dass der Geotropismus dieser Sprosse überhaupt gering ist und erst dann merklich wird, wenn der Winkel γ eine beträchtliche Grösse erreicht. Die Thatsache dagegen, dass Kletterssprosse (wenn sie nicht durch ihren axillären Ursprung schief[1]) sind) ihre Flanken an einer senkrechten Mauer meist sehr genau vertikal stellen, zeigt, dass sie in Richtung der Flanken entweder stärker geotropisch sind, als in Richtung der Medianebene, oder dass hier der ebenfalls geringe Geotropismus durch den Heliotropismus und die Epinastie nicht behindert wird. Von dieser Alternative möchte ich die letztere Annahme für wahrscheinlicher halten, da eingewurzelte Schwebesprosse, horizontal auf die Flanke gelegt, im Finstern ebenfalls nur bis zu circa 45^0 aufwärts gekrümmt werden, also auch an den Flanken nur schwach heliotropisch sind.

Wenn man, wie doch wahrscheinlich, annehmen darf, dass mit steigender Lichtintensität auch die Kraft des negativen Heliotropismus wächst, so würde dann auch folgen, dass die Festigkeit oder der Druck, mit welchem die Kletterssprosse sich einer Mauer anschmiegen, um so grösser werden muss, je intensiver die Beleuchtung ist.

§ 10. Tropaeolum majus.

Wie ich schon 1865 (Handb. der Exper. Physiologie p. 41) angab, ist der Keimstengel dieser Pflanze (das epikotyle Glied) entschieden positiv heliotropisch; am Fenster kultivirt, krümmt er sich konkav nach aussen; bleiben die Pflanzen im Sommer unverrückt stehen, so krümmt sich später dasselbe Achsenglied, sowie die darauf folgenden ersten Internodien konvex nach aussen; es folgt also auf den positiven Heliotropismus, ähnlich wie beim Epheu, der negative, und wie bei jenem wird damit auch sofort der plagiotrope Wuchs eingeleitet. Der durch das Licht hervorgerufene Plagiotropismus greift hier aber weniger tief ein in die innere Organisation des Sprosses; dieser wird nicht, wie beim Epheu, bilateral mit zweireihiger Blattstellung, sondern diese bleibt radiär, auch wenn die Sprossachsen vollständig plagiotrop geworden sind. Auf das erste gegenständige Laubblattpaar der Keim-

[1]) Betreffs dieser Schiefheit der Achselsprosse vergl. die Bemerkung oben p. 1039.

pflanze folgt ein zweites, damit gekreuzt; mit dem fünften Laubblatt aber setzt sich die radiäre Blattstellung spiralig mit $^2/_5$ Divergenz fort; diese letztere ist nicht nur an der Knospe kenntlich, sondern bleibt es auch bei horizontal liegenden oder an Mauern angeschmiegten Sprossen; hier tritt nicht, wie bei Cucurbita (s. unten), eine Torsion der wachsenden Internodien ein, wodurch die spiralige Blattstellung in eine zweireihige übergeht. Der Plagiotropismus von Tropaeolum ist einfach Folge des negativen Heliotropismus radiärer Sprosse.

Bei zahlreichen, an Fenstern kultivirten Pflanzen erfolgt die negativ heliotropische Krümmung immer so, dass der Hauptspross nach dem Zimmer hin gerichtet wird, ohne aber ganz horizontal zu werden, offenbar ist der negative Geotropismus stark genug, dies zu verhindern. Im Freien dagegen, bei grösserer Lichtintensität, besiegt der negative Heliotropismus den Geotropismus: die Sprosse legen sich, sofern sie unbeschattet sind, fest auf die horizontale Erde oder, bei am Spalier erzogenen Pflanzen, an die Mauer. Entwickeln sich dagegen die Seitensprosse unter dem Schatten der Blätter, so streben sie aufwärts; ebenso bleiben am Fenster kultivirte Exemplare bei schwacher Beleuchtung (im Herbst) positiv heliotropisch, dem Licht zugeneigt.

Wir haben hier also ein ähnliches Verhalten wie bei Marchantia, wo der Plagiotropismus ganz wesentlich von der Intensität des Lichtes abhängt. Der grosse Unterschied liegt aber darin, dass bei Marchantia die einmal als organische Lichtseite ausgebildete Seite unverändert dieselbe bleibt, während bei Tropaeolum jede beliebige Seite der Achse bei intensiver Beleuchtung zur organischen Licht-seite oder Oberseite werden kann, indem sie sich dem Lichte konvex entgegenkrümmt und die Schattenseite zur Bildung von Wurzeln disponirt wird. Marchantia verhält sich dem intensiven Licht gegenüber wie harter Stahl gegenüber einem Magneten; er wird durch den Einfluss desselben zu einem dauernden Magneten mit bestimmt fixirten Polen; Tropaeolum dagegen verhält sich zum Licht, wie weiches Eisen zum Magneten; dieses nimmt unter dem momentanen Einfluss des Letzteren zwar eine bestimmte Polarität an, die aber sofort wieder verschwindet, wenn dieser Einfluss aufhört. Dreht man einen am Fenster stehenden Topf mit negativ heliotropischem Tropaeolum um seine Achse, so dass der Spross seine bisherige Schattenseite dem Licht zukehrt, so behält zwar der ausgewachsene Stammtheil seine Krümmung, die jüngeren noch wachsenden Internodien jedoch werden jetzt konvex nach aussen, die Knospe richtet sich abermals nach dem Zimmer (Schattenseite) hin und die ganze Sprossachse wird somit *S* förmig.

Dass die Empfindlichkeit der Tropaeolumsprosse gegen das Licht nicht so gross ist, wie bei dem Epheu, scheint aus der Thatsache zu folgen, dass, wenn beide Pflanzenarten an demselben Fenster stehen, die Epheusprosse ganz horizontal werden, die von Tropaeolum dagegen nur eine Rückwärtsneigung

von circa 45° – 30° annehmen, offenbar weil bei ihnen das Gleichgewicht schon dann eintritt, wenn der Geotropismus nicht mit seiner vollen Kraft G, sondern mit einer Komponente $G \sin \gamma$ einwirkt, was natürlich auch hier nur für die mittlere Intensität gewöhnlichen Tageslichts im Sommer gilt. Bei trübem Herbstwetter verschwindet sogar der negative Heliotropismus der Tropaeolumstengel ganz, während die von Hedera fortfahren, sich nach dem Zimmer hin zurückzukrümmen.

§ 11. Cucurbita Pepo

hat im Gegensatz zu Hedera nur plagiotrope Laubsprosse; orthotrop sind von oberirdischen Theilen nur hypokotyles Glied, Blüthen- und Blattstiel. Das hypokotyle Glied ist anfangs entschieden positiv heliotropisch; ob es später auch negativ werden kann, habe ich zu notiren versäumt. Auf die beiden Kotyledonen folgt auch hier sofort ein median hinteres und auf dieses etwas höher ein median vorderes Laubblatt, worauf zwei ebenfalls in verschiedener Höhe inserirte Blätter in der Insertionsebene der Kotyledonen folgen, von wo aus die Blattstellung der Knospe sich ungefähr in $^2/_5$ Divergenz fortsetzt.

Im Freien beobachtet man nun, dass oberhalb der Kotyledonen, wenn die ersten 3 – 4 gekreuzten Laubblätter fast entwickelt sind, plötzlich eine scharfe Abwärtskrümmung eintritt, deren Krümmungsebene keinerlei gesetzliche Beziehung zur Stellung der Kotyledonen erkennen lässt, also durch äussere Einflüsse, wahrscheinlich durch Licht, bestimmt ist. Der Grad der Krümmung hängt wesentlich von der Energie des Wachsthums ab, in Töpfen (im Freien) eingewurzelte Exemplare, die immer schwach wachsen, brauchen lange Zeit, um diese Krümmung nur unvollkommen zu zeigen; die im freien Land eingewurzelten, sehr kräftig wachsenden Pflanzen vollenden sie in wenigen Tagen so, dass der anfangs vertikale Spross die horizontale Lage auf der Erde annimmt.

Die hervorstechende Eigenthümlichkeit von Cucurbita gegenüber dem Epheu und Tropaeolum liegt nun darin, dass der plagiotrope Stamm, soweit er aus erwachsenen Internodien besteht, zweireihig alternirend beblättert erscheint; eine Blattreihe entspringt seitlich schief unten, die andere schief oben am liegenden Stamm. Die Knospe aber ist keineswegs bilateral gebaut; ihre Blätter, soweit sie mit unbewaffnetem Auge erkennbar sind, stehen rosettenförmig nach allen Seiten, ungefähr der $^2/_5$-Divergenz entsprechend.

Es muss also nothwendig eine Torsion der Internodien stattfinden während der Zeit, wo die Blätter aus der radiären Knospenlage in die bilaterale Stellung am entwickelten Stamm übergehen. An den wenig hervortretenden Kanten der Internodien ist diese Torsion aber nicht zu bemerken; auch braucht der Werth derselben nur ganz gering zu sein, da zur Um-

wandlung der $^2/_5$-Divergenz in die $^1/_2$-Stellung die Torsion jedes Internodiums nur $^1/_{10}$ des Stammumfanges zu betragen braucht.

Die Strecke des Stammgipfels, an welcher sich diese Torsionen vollziehen, beginnt schon in der Knospe selbst und setzt sich rückwärts auf eine Länge von 8—12 cm fort. Der Uebergang aus der radiären in die bilaterale Stellung der Blätter ist mit einem entsprechenden Uebergang aus der orthotropen in die plagiotrope Lage der Achse verbunden, wobei auffallende Nutationsbewegungen dieser Region sich vollziehen. Jeder kräftig wachsende Kürbisspross endigt in einen Gipfeltheil, der sich vielleicht am anschaulichsten mit Hals und Kopf eines Pferdes vergleichen lässt; der Halstheil steigt schief oder vertikal empor, die Knospe selbst (dem Pferdekopf entsprechend) nickt abwärts. Die so gekrümmten Gipfeltheile verändern aber ihre Lage und Krümmung fortwährend; diese Nutationen erfolgen so, dass man sie vielleicht am anschaulichsten mit den Bewegungen eines Pferdes vergleichen kann, wenn es den Kopf bald in die Höhe wirft, bald senkt, ihn dabei bald rechts, bald links richtet; freilich sind diese Nutationen nicht rasch, was dort in einigen Sekunden geschieht, braucht hier immer mehrere Stunden. Diese durch das Wachsthum vermittelten Nutationen muss man sich so vorstellen, dass jede Querscheibe, z. B. jede solche, auf der ein Blatt sitzt, anfangs in der hängenden Knospe, dann auf dem Genick, später am Halse selbst, und endlich am horizontalen Theil des Stammes sich befindet, wobei die Querscheibe um ihre eigene Achse eine Drehung erleidet. Diese Drehung schreitet aber nicht einfach in einer Richtung fort, um das betreffende Blatt aus der $^2/_5$-Stellung in die $^1/_2$-Stellung überzuführen, vielmehr ist die Bewegung eine um die Achse hin- und her pendelnde, bis die das Blatt tragende Scheibe so zur Ruhe kommt, dass es gerade die alternirend zweireihige Stellung der älteren Blätter weiter fortsetzt. Diese Pendelbewegungen eines mit Zeichen versehenen Knospenblattes können an heissen Sommertagen im Laufe einiger Stunden Exkursionen von 90° machen; liegt die Stammachse von Ost nach West, so kann das betreffende Blatt um 1 Uhr nach Süd, um 4 Uhr nach Nord zeigen, dann ganz oder theilweise zurückgehen u. s. w. Diese Bewegung ist aber nicht etwa durch Krümmungen des jungen Blattstiels bewirkt; dieser zeigt nur eine nach und nach fortschreitende epinastische Rückwärtskrümmung, wie sie der Entfaltungsbewegung des Blattes entspricht. Vielmehr können die pendelnden Schwingungen des Blattes nur durch Torsionen der Internodien bewirkt werden. Dass diese ganze aus Schwingungen und Drehungen zusammengesetzte Bewegung des Gipfels aber unter dem regulirenden Einfluss des Lichtes steht, folgt ohne Weiteres aus der Wahrnehmung, dass sie unterbleibt an etiolirten Sprossgipfeln, welche man erhält, wenn die Knospe einer kräftigen grünen Pflanze durch ein Loch in einen finsteren Raum geleitet wird, wo die Knospentheile vergeilend fortwachsen.

Ich habe an vier Topfpflanzen im Zimmer und an einer sehr grossen Pflanze im Garten die Bewegungen, durch welche die Blätter aus der rosettenartigen Knospenstellung in die zweireihige des horizontalen Stammes übergehen, im Juli genauer studirt; indem ich je ein oder zwei der jüngsten, in der Knospe noch zu erreichenden Blätter mit Marken oder Zeigern versah und dann die Stellung derselben nach je 2—6 Stunden (am Tage) sorgfältigst mehrere Tage lang notirte. Da es mir hierbei nur auf die Drehungen um die Achse ankam, so suchte ich die veränderten Stellungen durch wiederholt aufgezeichnete Diagramme zu fixiren, die so entworfen wurden, dass ich in die Knospe von vorn hineinsah und die Blätter durch ideale Querschnitte im Diagramm verzeichnete. Auf diese Art sind die hier nachstehenden Holzschnittbilder Fig. 98 gewonnen. Die Kreistheilung in $^1/_5$-Kreise soll nur zur besseren Orientirung dienen, und die Pfeile die neben den Pendel-

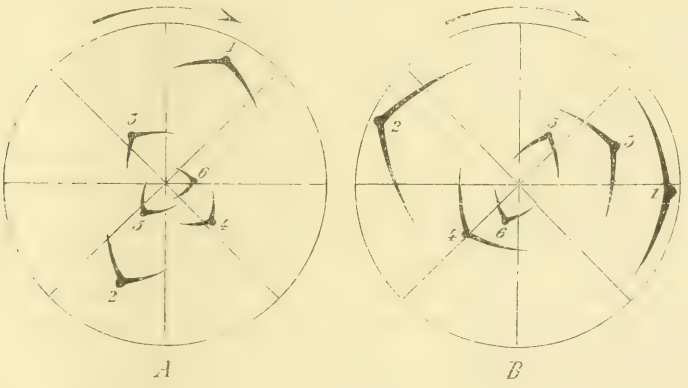


Fig. 98.

bewegungen fortschreitende Richtungsänderung der Blätter bezeichnen; diese ist bei verschiedenen Knospen verschieden, bei einer und derselben aber konstant nach links oder nach rechts. Das Diagramm *A* ist am 24. Juli entworfen, das *B* am 31. Juli, während welcher Zeit die mit gleichen Nummern versehenen Blätter der Knospe aus der in *A* angedeuteten Lage in die von *B* übergegangen sind; in *B* hat Blatt 1 bereits seine definitive Lage am zweireihig beblätterten Stamm eingenommen.

In gewissem Sinne erinnert dieser Uebergang der Kürbissprosse aus radiärer Knospenstruktur in den bilateralen Bau des fertigen Stammes an das Verhalten der horizontalen Sprosse mit dekussirter Blattstellung vieler Pflanzen, wo die Internodien abwechselnd nach rechts und links gedreht werden, um endlich alle in einer Ebene zweireihige Blattstellung zu bilden (vergl. Arbeiten des bot. Instit. I. p. 273).

III. Einige allgemeine Betrachtungen über die Anisotropie im Pflanzenreich.

§ 12. Allgemeine Bedingungen des orthotropen und plagiotropen Wuchses.

Soweit die bisher noch immer sehr spärlichen Untersuchungen über die Anisotropie im Pflanzenreich ein Urtheil ermöglichen, kommen bei der Frage, ob und warum ein gegebenes Organ orthotrop oder plagiotrop sei, zwei Kategorien von Ursachen in Betracht; einerseits die innere Struktur und die ihr entsprechende Empfindlichkeit für äussere Eindrücke, und andererseits die Art, wie die äusseren Kräfte einzeln oder in Kombination wirken.

Betreffs der inneren Struktur sind vor allem als Extreme die beiden Fälle des streng radiären Baues und der Dorsiventralität zu unterscheiden. Mit dem radiären Bau hängt die Eigenschaft des Organs zusammen, dass es allseitig um seine Wachsthumsachse den äusseren Kräften gegenüber gleichartig und gleichstark reagirt; mit dem dorsiventralen Bau die Eigenschaft, dass das Organ auf zwei entgegengesetzten Seiten gegen gleichartige und gleichgrosse äussere Kräfte verschieden reagirt.

Gewöhnlich (aber nicht immer) führt der radiäre Bau und die allseitig gleiche Reaktionsfähigkeit des Organs dahin, dass es orthotrop wird. So ist es im einfachsten Falle, wo der Geotropismus allein wirkt, bei Hauptwurzeln und manchen vertikal abwärts gerichteten Rhizomen (Yucca, Cordyline) in der Erde (ohne Licht). Aber selbst in diesem einfachen Falle, wo der Geotropismus allein einwirkt, kann ein radiär gebautes und allseitig gleich empfindliches Organ plagiotrop sein, wenn der Geotropismus nur so lange wirkt, bis das Organ einen bestimmten Winkel (den geotropischen Grenzwinkel) mit der Vertikalen macht, wie dies bei den schief wachsenden Nebenwurzeln von mir bewiesen wurde.

Unterliegt nun aber ein radiär gebautes und allseitig gleich empfindliches Organ dem Licht und der Schwere zugleich, so sind verschiedene Kombinationen von Heliotropismus und Geotropismus möglich, und davon hängt es ab, ob das Organ orthotrop oder plagiotrop wird. Nehmen wir, sofern es sich um oberirdische Organe handelt, den Geotropismus ein für alle mal als negativ an, so bieten sich folgende Fälle dar: Der Geotropismus ist für sich allein so stark, dass er das Organ vertikal richtet (der gewöhnliche Fall), oder nur so, dass er ihm eine schiefe Stellung giebt (Epheu). In jedem dieser beiden Fälle aber kann das Organ positiv oder negativ heliotropisch sein, und ferner kann in jedem dieser Fälle der resultirende Lichtstrahl vertikal oder schief sein und in allen Fällen kommt endlich die Lichtintensität in Betracht, von der es z. B. abhängt, ob eine Marchantia breit

und plagiotrop, ob ein Tropaeolumspross positiv oder negativ heliotropisch ist. Man kann für die hieraus sich ergebenden Kombinationen die Fälle konstruiren, wann plagiotroper oder orthotroper Wuchs eintreten muss. Ich will jedoch nur die wenigen Fälle erwähnen, wo die wirkenden Ursachen direkt beobachtet sind. Die entschieden senkrecht wachsenden Keimstengel und Blüthensprosse erlangen ihre vertikale Stellung im Freien, wenn sie von keiner Seite her beschattet sind, weil sie so auf allen Seiten ihrer Längsachse von nahezu gleich starkem Licht getroffen und von gleichen Gravitationswirkungen affizirt werden. Da diese Organe allseitig gleiche Reaktionsfähigkeit haben, d. h. allseitig gleichen Geotropismus und allseitig gleichen Heliotropismus besitzen, so ist die Vertikale ihre Gleichgewichtslage; so lange sie sich in dieser befinden, ist keine Ursache zu einer Krümmung vorhanden. Diese kann aber eintreten, wenn das Organ von der einen Seite her stärker als von der anderen beleuchtet wird; in diesem Falle wird die neue Gleichgewichtslage nicht nur von dem Winkel, den die resultirende Lichtwirkung mit der Schwere bildet, sondern auch von dem Verhältniss abhängen, in welchem der specifische Heliotropismus zum specifischen Geotropismus steht. Die Intensität des Lichtes ist bei derartigen Organen insofern gleichgiltig, als sie bei jeder Intensität desselben positiv heliotropisch bleiben, im Gegensatz zu Marchantia und Tropaeolum. In diesem Falle wächst ein Organ nur zufällig schief und wird kaum als plagiotrop im entschiedeneren Sinne zu betrachten sein. Dagegen wird ein Organ wirklich plagiotrop, wenn es zugleich negativ heliotropisch und negativ geotropisch ist; der negative Heliotropismus sucht es (auch wenn allseitig gleiche Empfindlichkeit besteht) abwärts, der negative Geotropismus aufwärts zu richten, sobald das Organ durch einen Zufall, durch eine Nutationsbewegung etwa, aus der Vertikalen abgelenkt worden ist; je nach der specifischen Empfindlichkeit für Schwere und Licht und je nach der Intensität und Richtung des letzteren wird das Organ eine zum Horizont schiefe oder auch horizontale Gleichgewichtslage erlangen und in dieser geradeaus fortwachsen.

Man sieht aus den voranstehenden Betrachtungen, dass die radiäre Struktur und die allseitig gleiche Empfindlichkeit eines Organs die erste und wichtigste Bedingung des Orthotropismus ist, dass es aber trotzdem noch von anderen Bedingungen abhängt, ob es wirklich orthotrop oder plagiotrop wird. Beachtet man ferner, dass die allseitig gleiche Empfindlichkeit für positiven Heliotropismus und Geotropismus zugleich ein merkwürdiges Zusammentreffen ist, dass offenbar eine mehr oder minder grosse Verschiedenheit verschiedener Seiten des Organs viel wahrscheinlicher ist, und dass diese nothwendig zum Plagiotropismus führt, so leuchtet ein, dass es viel mehr plagiotrope als orthotrope Organe geben muss, wie es ja auch thatsächlich geschieht; schon der seitliche Ursprung aus einem kräftig wachsenden Muttersprosse ist im Allgemeinen mit einer Neigung zur Dorsi-

ventralität oder geradezu mit entschiedener Dorsiventralität verbunden und führt dann zum Plagiotropismus.

Ist ein Organ so gebildet, dass es auf der einen Seite anders als auf der gegenüberliegenden gegen äussere, das Wachsthum beeinflussende Kräfte (Licht, Schwere, Berührung, Feuchtigkeit) reagirt, so kann es, auch wenn diese Kräfte einzeln oder kombinirt in derselben Richtung wirken, nicht in derselben Richtung seine Gleichgewichtslage finden und geradeaus wachsen; vielmehr wird es sich zu jener Richtung schief oder selbst rechtwinkelig stellen. So verhalten sich, wie oben gezeigt wurde, die breiten Thalluslappen der Marchantien und andere niedere Kryptogamen; ebenso die grosse Mehrzahl der Laubblätter mit verschieden organisirter Ober- und Unterseite. Ein dorsiventrales, daher plagiotropes Organ kann stielrund sein, es genügt, dass es auf verschiedenen Seiten verschieden reagirt; in den typischen Fällen ist es aber flach, blattartig ausgebreitet. In diesem Falle kann, wie oben dargestellt wurde, das dorsiventrale und plagiotrope Organ in ein radiäres und orthotropes umgewandelt werden, wenn es sich so einrollt, dass die eine Fläche nun die Oberfläche der Rolle bildet, weil in diesem Falle das Organ allseitig gleichartig auf äussere Einflüsse reagirt. Denn der wesentliche Charakter der orthotropen Organe liegt darin, dass jedem Radius des Querschnitts ein symmetrisch gleicher Radius entspricht, so dass äussere gleiche Kräfte auf entgegengesetzten Seiten nothwendig auch gleiche Wirkung ausüben. In diesem Falle muss das radiär gebaute Organ sich so stellen, dass es allseitig von seiner Längsachse von gleichen Kräften getroffen wird, um im Gleichgewicht zu sein und geradeaus fortwachsen zu können.

Wie ein plagiotropes Organ durch Einrollung orthotrop werden kann, so kann umgekehrt ein orthotropes durch Entrollung (durch Flachwerden) den dorsiventralen Charakter zur Geltung bringen, wie es bei vielen in der Knospe eingerollten Laubblättern durch Entrollung bei der Entfaltung geschieht. Gelänge es, einen orthotropen Stengel so aufzuschlitzen und dann flach auszubreiten, dass ohne Gefährdung des Lebens die bisherige Aussenseite die eine Fläche des ganzen, die bisherige Innenseite (des hohl gedachten Organs) die andere Fläche bildete, so hätte man ein dorsiventrales Organ, welches gegen äussere Kräfte beiderseits anders reagiren, sich wie ein plagiotropes verhalten müsste. Etwas dem Entsprechendes bieten in der That sogar die Längshälften eines aufrechten Stengels, wenigstens insofern sie geotropisch verschiedene Krümmungen annehmen, je nachdem sie mit der Schnittfläche oder der Oberfläche abwärts horizontal gelegt werden.

Da nun also die Frage, **ob ein Organ plagiotrop oder orthotrop sein werde, davon abhängt, ob es dorsiventral oder radiär gebildet ist,** so wird bei weiterer Verfolgung der Kausalreihe zunächst zu untersuchen sein, von welchen Ursachen die dorsiventrale oder radiäre Struktur des Or-

ganz selbst abhängt. Es zeigt sich nun, dass diese Ursachen in manchen Fällen erkannt, in anderen bis jetzt nicht erkannt sind. Sofern es sich um die erkennbaren handelt, sind aber zunächst zwei Kategorien zu unterscheiden: die Ursachen der Dorsiventralität sind entweder äussere oder innere.

§ 13. Aeussere Ursachen der Dorsiventralität

sind bis jetzt nur in sehr wenigen Fällen konstatirt; so zeigte Pfeffer (vergl. „Arbeiten" I p. 92), dass die Berührung mit einem festen Körper oder auch die längere Zeit fortgesetzte Einwirkung der Schwere von der einen Seite her darüber entscheidet, welche Seite der bilateralen, aber noch nicht dorsiventralen Brutknospe von Marchantia zur Wurzelseite wird; davon hängt es dann ab, welche Seite des ersten und aller folgenden Sprosse sich als Wurzelseite konstituirt.

Ich habe ferner im Vorhergehenden dargethan, dass die stärkere Beleuchtung von der einen Seite her bei hinreichend langer Dauer darüber entscheidet, welche Seite des anfangs radiären Sprosses von Epheu und Tropaeolum zur Rücken- und Bauchseite werden soll, wobei freilich der Unterschied hervortritt, dass bei Marchantia (und Selaginella) die einmal bei der Keimung durch äussere Kräfte hervorgerufene Dorsiventralität eine durchaus bleibende ist, während beim Epheu dieselbe an jedem wachsenden Sprossende umgekehrt werden kann.

Aus Leitgeb's Untersuchungen an Lebermooskeimen sowie meinen oben erwähnten Sporen-Aussaaten von Marchantia scheint hervorzugehen, dass das Licht die Dorsiventralität der Keimscheiben verschiedener Lebermoose bestimmt In all diesen Fällen dürfte aber, wie bei den aus Brutknospen erwachsenen Marchantien und bei den Sprossen von Selaginella, die einmal hervorgerufene Dorsiventralität eine unveränderliche sein. Dagegen werden soeben (botan. Zeitung 1878, p. 771) von Bauke merkwürdige Beispiele der Veränderung der Dorsiventralität durch eine äussere Einwirkung beschrieben. „Der fortwachsende Scheitel richtet sich bei Prothallien von Lygodium, zumal bei älteren, nicht selten senkrecht nach oben. Sobald nun dieser Fall eintritt, erscheinen regelmässig die bisher auf die Unterseite des Vorkeims beschränkten Rhizoiden auch auf der nun senkrechten bisherigen Oberseite, mag dieselbe dem Licht zu- oder abgekehrt sein. Ferner: alte, wuchernde Prothallien von Balantium antarcticum haben die Eigenthümlichkeit, dass bei ihnen nicht nur eine derartige Aufrichtung des fortwachsenden Scheitels verbreitet ist, sondern dass der letztere sich auch leicht wieder abwärts richtet und dass die Aufwärtskrümmung sich auf diese Weise öfter wiederholen kann. Hier tritt nun mit grosser Schärfe nicht nur der für Lygodium soeben beschriebene Vorgang ein, sondern es zeigt sich auch, dass, sobald der Scheitel sich nach rückwärts umbiegt, wie es oft vorkommt, — wobei natürlich die ehemalige Unterseite zur Oberseite

wird und umgekehrt, — die Bildung von Rhizoiden an der ehemaligen Unterseite allmählich ganz aufhört und nunmehr nur auf die ehemalige Oberseite beschränkt bleibt. Hieraus folgt also, dass die Bilateralität (Dorsiventralität) des Prothalliums von Balantium und wahrscheinlich des Farnprothalliums überhaupt keine inhärente ist. Wie die Rhizoiden, verhalten sich auch die Archegonien; immer treten diese mit jenen zusammen auf, resp. verschwinden, wenn jene aufhören." — Die Dorsiventralität dieser Prothallien scheint also ähnlich, wie die des Epheus, an dem fortwachsenden Theil durch äussere Einwirkungen verändert, selbst umgekehrt zu werden.

Dass aber neben der äusseren Ursache immer noch eine bestimmte innere Disposition vorhanden sein muss, welche es erst ermöglicht, dass jene auf die innere Organisation so einwirkt, dass eine Verschiedenheit von Bauch- und Rückenseite entsteht, und dass diese innere Disposition sich an derselben Pflanze ändern kann, das zeigt sich sofort, wenn man beachtet, dass derselbe Marchantienspross, der vorher dorsiventral und plagiotrop war, später aus seinen Vegetationspunkten orthotrope Fruchtträger bildet, bei genau derselben Beleuchtung. Ebenso ist es bei den Sporenaussaaten von Funaria, deren Protonema streng plagiotrop wird, unter dem Einfluss derselben Beleuchtung, bei welcher nachher aus dem plagiotropen Protonema die orthotropen und radiären Laubsprosse entstehen.

§ 14. Innere Ursachen der Bilateralität und Dorsiventralität.

Die einfache Bilateralität, die Ausbildung zweier symmetrisch gleicher Hälften, wie wir sie in reinster Form an den beiden flachen Seiten der Brutknospen von Marchantia, an den symmetrischen Längshälften dikotyler Embryonen vorfinden, wird wohl immer auf innere Wachsthumsgesetze zurückzuführen sein, ähnlich wie die Symmetrie der Krystalle ja auch von äusseren Kräften unabhängig ist. Dass dagegen diejenige Form der Bilateralität, welche ich als Dorsiventralität bezeichne und die darin besteht, dass zwei verschieden organisirte oder doch verschieden reagirende Seiten des Organs ausgebildet sind — dass diese durch äussere Kräfte wenigstens in gewissen Fällen verursacht oder verändert werden kann, wurde soeben betont. Dem gegenüber kommen aber zahlreichere Fälle vor, wo die Dorsiventralität zunächst durch die Wachsthumsgesetze der Pflanze selbst hervorgebracht wird. Suchen wir auch hier das kausale Verhältniss soweit als möglich festzustellen, so zeigt sich zunächst ein Moment von weitreichender Bedeutung in der Art, wie ein Organ von seinem Mutterorgane abhängt. Ich will zum Beweis nur auf einige bekannte Thatsachen hinweisen; zuerst auf die Bilateralität vieler Winterknospen an dikotylen Holzpflanzen, von denen Hofmeister auf Grund sehr unvollständiger Beobachtung glaubte, ihre dorsiventrale Bilateralität werde durch Licht und Schwere

bewirkt, wogegen ich 1870 (Lehrbuch 2. Aufl. p. 185)[1]) aus der Stellung dieser Knospen an dem Muttersproß den Beweis führte, daß ihre Bilateralität und Dorsiventralität nur von inneren Ursachen abhängen könne. Da ich loco citato das Nöthige bereits gesagt habe, so will ich es hier nicht wiederholen. Daß an orthotropen Hauptstämmen die Aeste horizontal oder unter einem specifisch bestimmten Winkel schief zum Horizont stehen, obgleich sie derselben Beleuchtung und demselben Geotropismus wie jener unterliegen, daß sie also mehr oder weniger plagiotrop und dorsiventral sind, dieses Verhalten kann wohl nur durch eine Abhängigkeit der Aeste vom orthotropen Hauptstamm erklärt werden. Dafür spricht die bekannte Thatsache, daß nach Wegnahme des Gipfels des Hauptstammes der nächste Ast oder die nächsten Aeste ihren Plagiotropismus verlieren, sich aufrichten und nun ähnlich wie der Gipfel des Hauptstammes orthotrop fortwachsen. Ein exquisites Beispiel dieser Art zeigt eine Abies Cephalonica im Würzburger Garten, die vor 6 Jahren ihren eben auswachsenden Gipfel durch einen Nachtfrost im Mai verlor. Die drei vorjährigen obersten, bereits stark verholzten Quirläste begannen im folgenden Sommer sich zu heben, bald aber bekam einer die Oberhand; er krümmte sich an den schon verholzten Theilen im Laufe der nächsten zwei Sommer so, daß seine Spitze vertikal aufwärts wuchs, die beiden andern blieben schief. Der aufrecht gewordene, früher horizontale Ast bildete dann die gewohnten Astquirle und seitdem hat der Baum wieder einen normalen Gipfel, der sich in Nichts von dem früheren unterscheidet. Daß auch bei gekappten Hauptwurzeln von Keimpflanzen die sonst plagiotropen Nebenwurzeln, wenn sie nahe der Wundfläche entstehen, weniger plagiotrop oder ganz orthotrop werden und die Spitze der Hauptwurzeln ersetzen, ist ebenfalls leicht zu konstatiren, z. B. an keimenden Eicheln, Bohnen u. s. w. Diese an den Aesten sich vollziehende Veränderung in Folge der Wegnahme des Gipfels kann aber nicht, wie allgemein gesagt wird und auch ich früher glaubte, aus der Annahme erklärt werden, daß die Säfte, welche früher dem Gipfel zuströmten, den nächsten Aesten zu Gute kommen, wodurch diese kräftiger wachsen und stärker geotropisch werden. Sie könnten ja auch stärker wachsen und dabei plagiotrop bleiben, wie früher. Kappt man den Gipfel eines plagiotropen Epheu- oder Kürbissprosses ab, so werden die nächsten Knospen keineswegs orthotrop, obgleich auch sie jetzt kräftiger wachsen.

Worin der Einfluß besteht, den der orthotrope Gipfel auf die Richtung der nächsten Aeste ausübt, ist uns ganz unbekannt und hier sollte nur konstatirt werden, daß ein solcher Einfluß überhaupt existirt. Der auf diese Art hervorgebrachte Plagiotropismus der Seitensprosse kann inhärent sein, oder leicht beseitigt werden; bekanntlich genügt es bei manchen schiefen

1) In den späteren Auflagen unverändert wiederholt.

und dorsiventralen Aesten, sie vertikal aufwärts zu befestigen, um aus ihnen einen orthotropen Gipfel zu machen, bei anderen, wie bei Araucaria excelsa, ist dies selbst an eingewurzelten Seitensprossen unmöglich.

Dass es nicht allein an der Energie des Wachsthums (dem „Säftezufluss") liegt, wenn seitliche Organe am aufrechten Stamm plagiotrop werden, zeigen am besten diejenigen Laubblätter, welche die Knospe, aus der sie entspringen, weit überwachsen, es liegt eben in der inneren Natur der plagiotropen Blätter, dass sie auch in diesem Falle plagiotrop sind. Wenn ferner das unterirdische Rhizom von Equisetum horizontale, abwärts wachsende und orthotrop aufwärts wachsende Sprosse bildet, alles unter dem gleichen Einfluss der Schwere, und bei völligem Abschluss des Lichtes, so müssen es wohl rein innere Ursachen sein, die diesen Unterschied bewirken. Wollte man ihn durch den verschiedenen Säftezufluss erklären, so entstünde eben die Frage, warum dieser selbst so verschieden sei. Ebensowenig wie der „Säftezufluss" überhaupt, kann auch die Annahme, dass in dem einen oder anderen Falle eine Turgescenzsteigerung des Gewebes auf der einen oder anderen Seite darüber entscheidet, ob das Organ aufwärts, abwärts oder seitwärts wächst, für unsere Frage irgend etwas entscheiden, denn auch hier kommt sofort die Gegenfrage, warum denn die Turgescenz auf der einen oder anderen Seite sich verstärkt. Es handelt sich hier eben um die Ursache, welche dies bewirkt, und eben diese unbekannte Ursache ist es, auf welcher die Anisotropie verschiedener Theile der Pflanze beruht. Diese inneren Ursachen aber wechseln ganz ungemein von Species zu Species, während z. B. der wachsende Gipfel bei Abies cephalonica und pectinata verursacht, dass die Seitensprosse bilateral, dorsiventral und horizontal gleich anfangs werden, treiben die Quirlknospen unter dem Gipfel von Pinus austriaca u. a. im Frühjahr gleichzeitig mit der Gipfelknospe in vertikaler Richtung aus, sie sind anfangs orthotrop, wie der Stammgipfel und erst im Lauf der Jahre werden sie mehr und mehr horizontal und in ihrer Verzweigung bilateral. Ebensowenig wie in diesen Fällen wird man aus dem „Saftzufluss" oder auch aus der veränderten Turgescenz erklären können, warum Polygonum aviculare stark plagiotrop, andere Polygonumarten orthotrop sind. Ganz hinfällig wird ohnehin eine solche Erklärung, wenn es sich um die Anisotropie der verschiedenen Theile einer einzelligen (oder nicht cellulären) Pflanze, wie der Caulerpa, Vaucheria, der Mukorineen u. a. handelt, ganz abgesehen von den entsprechenden Vorgängen bei den Myxomyceten.

Die Anisotropie der Theile einer Pflanze ist die verschiedene Reaktionsfähigkeit der Letzteren gegenüber gleichen äusseren Reizen. Ebensowenig wie man die Thatsache, dass nur der Sehnerv Licht, nur der Hörnerv Töne, nur der Geruchnerv Gerüche u. s. w. empfindet, aus dem Blutstrom und seinen Druckänderungen erklären kann, ebensowenig lässt sich die Thatsache, dass manche Pflanzentheile positiv, andere negativ heliotropisch oder geotropisch

oder für Berührung empfindlich sind, und dementsprechende Wachsthumsrichtungen zeigen, durch Saftbewegungen und Turgescenzänderungen erklären. Es sind eben hier zwei ganz verschiedene Fragen zu unterscheiden, die in der Litteratur mehrfach verwechselt worden sind. Wenn es sich um die mechanische Erklärung einer heliotropischen oder geotropischen Bewegung handelt, so müssen Saftbewegungen und Turgescenzänderungen dabei eine Rolle spielen, ebensogut wie bei der Reizbewegung eines Mimosenblattes oder einer empfindlichen Ranke. Eine ganz andere Frage ist es aber doch, warum gerade nur gewisse Organe, ja selbst einzelne Theile einer Zelle nur durch bestimmte äussere Einflüsse in dieser Weise angeregt werden, andere Theile aber anders. Hier bleibt einstweilen keine andere Annahme übrig als die, dass sich die lebende Pflanzensubstanz derart innerlich differenzirt, dass einzelne Theile mit specifischen Energien ausgerüstet sind, ähnlich wie die verschiedenen Sinnesnerven der Thiere. Die Anisotropie der Pflanzen erfüllt ja auch für diese wesentlich dieselben Zwecke, wie die Sinneswahrnehmungen für die Thiere. Während bei diesen aber durch die äusseren Reize Muskelbewegungen ausgelöst werden, sind es bei den Pflanzen Turgescenzänderungen der Zellen und durch diese veranlasste Wachsthums- (oder Spannungs-) Aenderungen und daraus folgende Bewegungen. Das Problem liegt also betreffs der Anisotropie nicht in der Frage, wie an einem gegebenen bestimmten Pflanzentheil die Mechanik der durch äussere Kräfte ausgelösten Krümmung zu Stande kommt, sondern darin, warum gegenüber gleichen äusseren Kräften das eine Organ so, das andere anders reagirt, was doch eben nur von inneren Zuständen der Organe abhängen kann, wobei freilich nicht ausgeschlossen ist, dass der innere Zustand selbst schon durch äussere früher einwirkende Kräfte bleibend verändert worden sein könnte.

§ 15. Morphologie und Anisotropie der Pflanzen.

Es wurde soeben kurz angedeutet, dass die Anisotropie der Pflanzen, oder was dasselbe bedeutet, die verschiedene Reaktionsfähigkeit ihrer Theile gegen gleiche äussere Kräfte, für die Pflanze eine ähnliche Bedeutung hat, wie die Sinneswahrnehmungen der Thiere, nämlich die, den Organismus in einen geregelten Wechselverkehr mit der Umgebung, mit der Aussenwelt zu versetzen und ihn auf die von aussen empfangenen Eindrücke in zweckmässiger Weise reagiren zu lassen, was bei den Pflanzen gewöhnlich durch Wachsthumsänderungen geschieht, bei den sogen. reizbaren Organen aber auch durch blosse Turgescenzänderungen erreicht wird. Die Art, wie die Anisotropie auf die verschiedenen Organe vertheilt ist, bestimmt ganz wesentlich die Lebensweise, die biologischen Gewohnheiten jeder Species. Ob eine Pflanze aufrechte Laub- und Blüthensprosse bildet, ob sie ganz oder theilweise auf dem Boden oder in diesem hinkriecht, ob sie klettert, rankt oder

schlingt, ob sie strauchartig oder baumartig wächst, hängt in letzter Instanz von der Anisotropie ihrer Organe ab.

Damit ist aber zugleich der Antheil bezeichnet, den die Anisotropie an der äusseren Gestaltung der Pflanze nimmt. Versuchen wir es einmal, uns vorzustellen, wie irgend eine anisotrope Pflanze aussehen müsste, wenn ihre verschiedenen Theile nicht anisotrop, sondern isotrop wären, wenn alle Theile auf gleiche äussere Einflüsse gleichartig reagirten; dann würde die Hauptwurzel sammt ihren Nebenwurzeln, der Hauptstamm sammt seinen Zweigen und den Blättern in derselben Richtung wachsen; ein unförmliches Konglomerat von Organen würde entstehen, welches ebenso lebensunfähig wir formlos wäre. Dass die Pflanzen in ihren specifisch charakteristischen Formen gesehen werden, dass die Wurzeln und Rhizome unterirdisch sich verbreiten, dass aufrechte Stämme, Ausläufer und schiefe oder horizontale Seitensprosse da sind, dass die einen klettern, andere ranken oder schlingen, die einen an senkrechten Felswänden oder Baumstämmen, die anderen auf flacher Erde kriechen, wieder andere im Wasser leben oder auf ihm schwimmen u. s. w., alle diese mit der äusseren Form der Species innigst verbundenen Eigenschaften sind nur der Ausdruck der Art und Weise, wie die einzelnen Organe einer Pflanze auf äussere Kräfte, zumal auf Schwere und Licht reagiren, oder in welcher Art sie ihre Gleichgewichtslage finden.

Dabei ist es im Allgemeinen gleichgiltig, ob die sogen. morphologischen Differenzirungen der Species gegeben sind; ob Wurzeln, Stammtheile, Blätter, Befruchtungsorgane u. s. w. erzeugt werden. Bei den Thallophyten ohne diese „morphologischen“ Differenzen herrscht dieselbe Anisotropie der Theile, wie bei den Moosen und Gefässpflanzen; vom Standpunkt der Descendeztheorie aus gesehen, erscheint also die Anisotropie älter, tiefer im Wesen der Pflanze begründet, als die morphologischen Differenzirungen, die vielleicht durch die Anisotropie erst eingeleitet worden sind. Jedenfalls aber zeigen die eben gemachten Andeutungen, dass die bisher in der Morphologie so ganz überwiegend, ja fast ausschliesslich als massgebend betrachteten Grundformen des Pflanzenkörpers, die durch die Begriffe Wurzel, Stamm, Blatt repräsentirt werden, nur ganz einseitig das eine Element der Gestaltung der Pflanze hervorheben, während ein mindestens ebenso wichtiges und gewiss älteres und tiefer liegendes in der Anisotropie der Organe zu finden ist.

Ein Thallophyt ohne echte Wurzeln, Blätter und Stammtheile kann vermöge der Anisotropie seiner „morphologisch gleichartigen“ Auszweigungen die mannigfaltigsten Formen annehmen und durchaus lebensfähig sein, während eine Gefässpflanze mit all' ihren differenzirten Organen, Wurzeln, Blättern, Stammtheilen, ohne Anisotropie derselben ein unförmliches, ja lebensunfähiges Konglomerat wäre.

Diese Erwägungen zeigen, dass, wenn es sich um die Erforschung der Ursachen der Pflanzengestalt, also um die wissenschaftliche Morphologie

handelt, die bisher allein beachteten sogen. morphologischen Differenzirungen und die Stellung der Organe an ihren Mutterachsen nur ein einzelnes Moment ganz einseitig hervorheben, neben welchem die Anisotropie der Theile als ein ebenso wichtiges Element der Pflanzenform zu beachten wäre.

Würzburg, im Dezember 1878.

Zusätze 1892 zu der vorausgehenden Abhandlung XXXVII.

1. In dieser Abhandlung habe ich dem Begriff „Heliotropismus" die Anschauung zu Grunde gelegt, wonach derselbe eine Reizerscheinung ist, die ausschliesslich dadurch hervorgerufen wird, dass die wirksamen Lichtstrahlen in bestimmter Richtung in das Gewebe der Pflanze eindringen, im Gegensatz zu der alten von P. de Candolle aufgestellten Ansicht, nach welcher die der Lichtquelle abgekehrte (beschattete) Seite des Organs stärker wächst, die heliotropische Krümmung also ein Fall partiellen Etiolements darstellt. Betreffs meiner Priorität in dieser Angelegenheit genügt es, folgende Zeilen aus einem Aufsatze von H. Müller (Thurgau) in der „Flora" 1876 p. 65 anzuführen, die um so beweisender ist, als derselbe damals mein Assistent war und seine Untersuchung ausdrücklich auf meinen Wunsch zu dem Zweck ausgeführt hat, zu zeigen, dass die heliotropischen Krümmungen genau den Gesetzen der geotropischen folgen. Es heisst am genannten Ort:

„Dass es sich bei den geotropischen Krümmungen der Pflanzentheile zunächst nur um die Richtung, in welcher die Schwerkraft auf sie einwirkt, handelt; dass nicht etwa von einer stärkeren Affektion der Unterseite und einer schwächeren der Oberseite durch die Schwere die Rede sein kann, bedarf keines Beweises. Im Gegensatz hierzu hat man bisher angenommen, dass es sich bei den heliotropischen Krümmungen um eine Differenz der Lichtintensität auf der vorderen und hinteren Seite des krümmungsfähigen Theiles handle. Zu einer ganz andern Ansicht über die heliotropische Wirkung des Lichtes in Pflanzentheilen gelangte Sachs bei seinen Untersuchungen über Geotropismus; er sah sich zu der Annahme veranlasst, dass auch bei den heliotropischen Krümmungen ganz ebenso wie bei den geotropischen es nicht auf eine Differenz der Intensität der einwirkenden Kraft auf entgegengesetzten Seiten des Organs ankommen möchte, dass vielmehr die heliotropische Wirkung des Lichts bloss auf der Richtung desselben beruhe.

Diese Ansicht konnte zunächst dadurch zu einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit erhoben werden, wenn es gelang, zwischen den Lichtstrahlen und der heliotropischen Krümmung ganz dieselben Beziehungen nachzuweisen, welche für die geotropischen Krümmungen betreffs der Schwer-

kraft bereits bekannt sind. (Siehe Sachs in Flora 1873 pag. 321 und Arb. des bot. Instit. zu Würzb. Bd. I. pag. 193 u. 285.) Um diesen Nachweis experimentell zu leisten, begann ich im Frühjahr 1874 meine Untersuchungen über Heliotropismus, und nachdem ich bereits zwei Sommer der Sache gewidmet habe, dürfte es an der Zeit sein, vorläufig einige der wichtigeren Resultate, so weit sie sich auf die oben gestellte Frage beziehen, hier in Kürze zusammenzustellen. Die ausführlichen Belege, sowie eine Behandlung der einschlägigen Litteratur wird die ausführliche Publikation enthalten."

2. Ausführlicher habe ich mich über die Frage ausgesprochen in meinen „Vorlesungen" besonders der II. Aufl. von 1887 auf p. 732—741. Dass überhaupt der Geotropismus, so wie der Heliotropismus Reizerscheinungen sind habe ich durch meine hier vorausgehenden Abhandlungen XXXVII und XXXVIII, sowie durch frühere „vorläufige Mittheilungen" zuerst begründet. Erst durch diese Auffassung ist es möglich geworden, den Geotropismus und Heliotropismus in der Biologie der Pflanzen so zu verwerthen, wie es seit einigen Jahren geschieht.

3. Für die von mir aufgestellte Theorie des Heliotropismus ist von besonderem Gewicht die Thatsache, dass die heliotropische Krümmung orthotroper Organe aufhört, sobald die Wachsthumsachse des sich krümmenden Organs die Richtung des wirkenden Lichtstrahls angenommen hat, wenn nämlich die Reizwirkung des Geotropismus und anderer Tropismen vermeiden wird. Auf die prinzipielle Wichtigkeit dieser Thatsache habe ich ebenfalls zuerst hingewiesen und in meinem Buch: „Vorlesungen" II. Aufl. 1887 p. 737 in Fig. 335 einen sehr einfachen Apparat (die heliotropische Kammer) angegeben, mittels dessen die fragliche Thatsache demonstrirt werden kann.

Welch grosse Bedeutung überhaupt der Geotropismus und Heliotropismus in dem von mir definirten Sinne des Worts (als Reizerscheinungen) für die gesammte Gestaltung der Pflanzenwelt besitzt und in welcher Beziehung dies zu den „Symmetrieverhältnissen" der Pflanzen steht, habe ich ebenfalls in meinen „Vorlesungen" Reihe V. dargestellt.

ACHTE ABTHEILUNG.

ÜBER DIE

BEZIEHUNGEN

ZWISCHEN

ZELLBILDUNG UND WACHSTHUM.

XXXIX.

Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen.[1])

1878.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. Bd. II, 1882. — Heft 1, 1878.)

Hierzu Tafel IX und X.

Die zahlreichen Untersuchungen über Vegetationspunkte mit und solche ohne Scheitelzelle, über sogenanntes Randwachsthum flächiger Gebilde, über die Zelltheilungen in Sporenkeimen, befruchteten Eizellen, jungen Haaren und sonstigen noch aus Urmeristem[2]) bestehenden Organen wurden bisher von sehr verschiedenen Gesichtspunkten aus geführt; bald beschränkte man sich auf eine rein deskriptive Behandlung der dem Auge sich darbietenden Zellhautnetze und ihrer Veränderungen; bald waren es morphologische Fragen über den wahren Entstehungsort seitlicher Sprossungen; man benutzte die Aehnlichkeit der Zelltheilungsfolgen homologer Organe, um einen bestimmteren Ausdruck für die systematische Verwandtschaft verschiedener Pflanzengruppen zu gewinnen; aus der zeitlichen Veränderung der Zellhautnetze des Urmeristems suchte man ferner die Natur des Wachsthums zu ergründen und aus der Lagerung der Schichten und Reihen im Urmeristem eine der

[1]) Die Senkenbergische naturforschende Gesellschaft in Frankfurt am Main hat diese Abhandlung am 7. April 1881 mit dem Sömmering-Preis nebst Medaille ausgezeichnet, wofür ich hiermit nachträglich meinen Dank öffentlich ausspreche. — Eine vorläufige Mittheilung erschien unter demselben Titel im März 1877 in den Verh. d. phys. med. Gesellsch. in Würzburg, N. F. Bd. XI. Von der dort beigegebenen Tafel ist hier nur ein Theil reproduzirt, der andere durch neue Figuren ersetzt.

[2]) Statt des alten Ausdrucks „Urmeristem" benutze ich seit dem Erscheinen dieser Abhandlung das Wort „embryonales Gewebe" oder, wo das Wachsthum ohne Zelltheilungen fortschreitet, wie bei den Siphoneen, den Ausdruck „embryonale Substanz". Die Gründe dafür findet man auf den letzten Seiten dieser Abhandlung. Zusatz 1892.

Keimblättertheorie der Zoologen ähnliche Ansicht von dem Ursprung der Gewebesysteme aufzustellen.

Diesen so verschiedenen Bemühungen liegt aber eine bei den Untersuchungen gewissermassen als Nebenprodukt zu Tage geförderte Thatsache zu Grunde, nämlich die, dass die Zellen des Urmeristems jüngster Pflanzentheile bestimmte Anordnungen zeigen, dass sie nicht ordnungslos, wie man früher wohl geglaubt hatte, durcheinander liegen, sondern in jedem Organ in bestimmter Reihenfolge und räumlicher Orientirung entstehen. Seit 1845, wo Nägeli die Scheitelzellen der Kryptogamen zuerst beschrieb und zeigte, wie aus ihren Segmenten durch weitere Theilungen das gesammte Gewebe nach bestimmten Regeln abgeleitet wird, ist es ja gelungen, auch in sehr zahlreichen anderen Fällen, auch wo keine Scheitelzelle sich findet, dieselbe Regelmässigkeit des Baues im Urmeristem nachzuweisen. Dies jedoch nur für jeden Einzelfall oder für einzelne Formenreihen, bei denen fast vollständige Uebereinstimmung herrscht. Dagegen ist es bis jetzt nicht gelungen, Regeln oder Gesetze aufzustellen, welche das auch den verschiedensten Objekten Gemeinsame hervorheben, also die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auf einen übersichtlichen Ausdruck zu bringen. Dies Letztere aber ist die nächste, wenn auch nicht einzige Aufgabe der folgenden Auseinandersetzungen.

Den ersten Versuch, einen übersichtlichen und allgemein giltigen Ausdruck für die zwischen Wachsthum und Zelltheilung bestehenden ursächlichen Beziehungen aufzustellen, hat Hofmeister gemacht; er ist aber in der Hauptsache völlig missglückt. — In seiner „Lehre von der Pflanzenzelle“ (1867) behandelt er (p. 125 ff.) „das Verhältniss der Zellenbildung zum Wachsthum der Pflanzen und Pflanzenorgane“ in sehr origineller, aber kaum verständlicher Weise. Von allem daselbst Gesagten kann ich nur dem einen Satze beistimmen, dass (p. 129) „die Bildung neuer Zellen im Vegetationspunkt eine Funktion des allgemeinen Wachsthums, nicht seine Ursache ist“, ein Satz, der jedoch nicht auf die Vegetationspunkte beschränkt werden darf, sondern ganz allgemein zu fassen ist. Wachsthum der mannigfaltigsten Art kann ohne Zelltheilung stattfinden, wie z. B. die Siphoneen zeigen; aber Zelltheilung ohne vorausgegangenes Wachsthum ist undenkbar. Die Art und Weise aber, wie Hofmeister, von diesem richtigen Satze ausgehend, nunmehr die Beziehung zwischen Zelltheilung und Wachsthum zu formuliren sucht, halte ich nicht für allgemein giltig, und seine Begründung nicht für zutreffend. Hofmeister's Satz, den er übrigens schon 1863 (Jahrb. f. wiss. Bot. III. p. 272) aufgestellt hatte, lautet: „Die neugebildete Scheidewand steht auf der Richtung des intensivsten vorausgegangenen Wachsthums senkrecht.“ Er begründet diesen Satz (Zellenlehre p. 130) zunächst durch Hinweise auf das Verhalten verschiedener Scheitelzellen und ihrer Segmente, ohne dass es dem Leser jedoch

gelingt, zu erkennen, wie aus diesem jener Satz folgen solle. „Besonders auffällig ist", fährt er fort, „die senkrechte Stellung der neuen Scheidewände zur Wachsthumsrichtung[1]) da, wo diese Wachsthumsrichtung eine Kurve ist. Jede einzelne Wand ist dann senkrecht auf dem von ihr geschnittenen kleinsten Abschnitt der Kurve, so dass in einer Reihe solcher Wände jede annähernd radial gegen den Mittelpunkt des von der Kurve umschlossenen Raumes gerichtet ist."

In diesem Satz enthalten nur die Worte: „jede einzelne Wand ist dann senkrecht auf dem von ihr geschnittenen kleinsten Abschnitt der Kurve" einen bestimmten Sinn; was man sich dagegen unter der Kurve als Wachsthumsrichtung und unter der gegen den Mittelpunkt derselben radialen Richtung zu denken habe, bleibt völlig unverständlich, wie sich sofort ergiebt, wenn man es versucht, auf Grund der Hofmeister'schen Sätze, das Zellnetz im Längsschnitt eines Vegetationspunktes sich klar zu machen. Das Schlimmste aber ist, dass Hofmeister für die als richtig bezeichneten Worte seines citirten Satzes auch nicht einmal den Versuch eines Beweises beigebracht hat, der doch um so nöthiger gewesen wäre, als die von ihm dabei citirte Figur von Chara (l. c. p. 131) gerade an den entscheidenden Stellen (irrthümlicher Weise) nur schiefwinkelige Schneidungen der Wände zeigt.

Der von Hofmeister aufgestellte Satz ist also unbrauchbar und dass dies der Fall ist, wird schon durch die Thatsache bewiesen, dass in den zahlreichen Arbeiten, welche seit 1863 erschienen sind, desselben kaum Erwähnung geschieht und dass es Niemandem gelungen ist, seine eigenen Beobachtungen damit in Einklang zu bringen.

Im Gegensatz zu Hofmeister's Verfahren lasse ich bei der Betrachtung der Zellhautnetze jüngster Pflanzentheile die Wachsthumsrichtungen zunächst aus dem Spiel; auch lasse ich für's Erste die zeitliche Reihenfolge in der Entstehung der Theilungswände auf sich beruhen und lege mir nur die Frage vor, ob sich irgend eine durchgreifende geometrische Beziehung der verschiedenen Wandrichtungen unter sich und mit der Umfangsform des Organs auffinden lässt. Durch die im Folgenden dargelegten Betrachtungen finde ich nun, dass die gesuchte Beziehung in der rechtwinkeligen Schneidung der Wände des Urmeristems unter sich und mit der Umfangswand besteht. Ist dies bewiesen, so ist jedenfalls ein fester Satz gewonnen und es zeigt sich ferner, dass man, auf diesem fussend, aus der Form des Zellhautgerüstes bestimmte Schlüsse über die Vertheilung des Wachsthums ziehen kann und dass die zeitliche Reihenfolge der neu entstehenden Wände eine Frage von mehr sekundärer Bedeutung ist. Da die eingehendere Behandlung meiner Aufgabe vielfach auf Nebendinge Rücksicht nehmen muss,

[1]) Der Zusatz: „intensivsten" fehlt hier.

wird es, wie ich glaube, gut sein, mich im Voraus über den dem Ganzen zu Grunde liegenden Sinn in Kürze auszusprechen.

In den überaus zahlreichen Fällen, wo Pflanzenzellen hinreichend unabhängig von einander leben, nicht durch gemeinsames Wachsthum in einem Gewebeverband gehindert wird, macht sich die Thatsache geltend, dass bei der in Folge des Wachsthums eintretenden Zweitheilung die neu entstehende Theilungswand oder ganz allgemein die Theilungsebene den Umfang der Mutterzelle rechtwinkelig schneidet, und wenn in solchen Fällen[1]) wiederholte Zweitheilungen in verschiedenen Richtungen erfolgen, so kreuzen sich diese Richtungen untereinander rechtwinkelig. Diese rechtwinkelige Schneidung der Theilungsebenen unter sich und mit dem jeweiligen Umfang der sich theilenden Zelle kann nicht als etwas Zufälliges betrachtet werden; vielmehr darf man annehmen, dass sie in dem Wesen der Zelltheilung, in der Mechanik der Zellbildung tief begründet ist. Die Annahme, dass dies so sei, nenne ich das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungsflächen bei der Zweitheilung.

Es ist nun die Frage, ob dieses Prinzip auch dann seine Geltung behält, wenn die aus einer Urmutterzelle durch wiederholte Zweitheilung hervorgehenden Zellen sich nicht isoliren, sondern vereinigt bleiben und einen Zellenfaden, eine Zellfläche oder einen Gewebekörper bilden.

Erwägt man die hier in Betracht kommenden Möglichkeiten, so ergiebt sich Folgendes:

Das Bild, welches ein Zellengewebe darbietet, wird nicht allein davon abhängen, ob die successive auftretenden Wände im Augenblick ihres Entstehens rechtwinkelig auf die schon vorhandenen, besonders auch auf die Umfangswand des ganzen Komplexes treffen; sondern die Form des Zellwandnetzes wird je nach der Art des Wachsthums der einzelnen Zellen oder des Gesammtwachsthums des Komplexes sich verändern können, unter Umständen vielleicht so sehr, dass von der rechtwinkeligen Schneidung bald nichts mehr wahrzunehmen ist. Dies wird dann eintreten, wenn die einzelnen Zellen, deren Theilungswände zwar nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung entstanden sind, sofort jede für sich ein selbständiges, von den Nachbarn möglichst unabhängiges Wachsthum beginnen, einander dabei zerren und drücken und die am Umfang befindlichen so auswachsen, dass ein einfacher Umriss des ganzen garnicht zu Stande kommt, dieses vielmehr den Eindruck eines zwar kohärenten, aber sonst ungeordneten Zellenhaufens hervorbringt, wobei immerhin die zuletzt entstandenen Wände noch die rechtwinkelige Schneidung zeigen können. Ein derartiges Bild bieten die jungen Prothallien der Equiseten, mancher Farne und in geringerem Grade die jungen Embryonen der Gymnospermen dar.

1) Vergl. hierüber den Eingang zu § 2.

Es ist ferner denkbar, dass aus der wiederholten Zweitheilung einer Anfangszelle ein Gewebekörper hervorgeht, der so wächst, dass die Selbstständigkeit der einzelnen Zellen dem Wachsthum des Ganzen völlig untergeordnet bleibt. — Vorausgesetzt, dass auch hier das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung bei der Entstehung der neuen Wände obwaltet, so wird es doch wieder von der Vertheilung des Wachsthums in dem von der Umfangswand umschlossenen Raume abhängen, ob dadurch die Wände so verschoben werden, dass ein ganz ungeordnetes Zellnetz oder ein geordnetes zu Stande kommt. In diesem Fall könnte es geschehen, dass die ursprünglich rechtwinkelige Anordnung zwar nicht ganz verwischt, aber doch so verschoben würde, dass eine regelmässige schiefwinkelige entsteht; dies scheint in der That öfter in dem abgeflachten oder etwas eingesenkten Scheitel von dicken Wurzeln (beobachtet bei Gräsern, Zea, Brachypodium) vorzukommen.

Endlich bleibt der Fall denkbar, dass die nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung entstandenen Wände durch das Gesammtwachsthum des Zellkomplexes wenigstens während einiger Zeit nicht verschoben werden, so dass wenigstens zeitweilig das Ganze sich so verhält, als ob der Raum desselben nach zwei oder drei Richtungen von rechtwinkelig sich schneidenden Flächensystemen zerklüftet (gekammert, gefächert) worden wäre; so z. B. bei vielen Embryonen, Haarköpfchen, Vegetationspunkten, deren Zellen dann sämmtlich oder zum Theil in ihrem Wachsthum selbständiger werden, wenn sie in Dauergewebe übergehen und dabei die ursprüngliche Anordnung verlieren.

Gerade dieser Fall ist nun der gewöhnlich vorkommende. Es ist dabei jedoch zu beachten, dass es von verschiedenen Umständen, ganz besonders von der Form des Umfangs abhängt, ob das auf einem Längs- oder Querschnitt sichtbare Zellhautnetz die rechtwinkeligen Schneidungen ohne Weiteres erkennen lässt, oder ob diese erst durch nähere Ueberlegung konstatirt werden kann. Es giebt äusserst zahlreiche Objekte, wo schon die einfachste Ueberlegung genügt, um die Gewissheit zu erlangen, dass rechtwinkelige Schneidung stattfindet; so z. B. bei gegliederten Algenfäden und Haaren, wo sofort ersichtlich, dass die unter sich parallelen Querwände die Umfangswand rechtwinkelig kreuzen; ferner bei kreisförmigen Zellenflächen, wie denen von Coleochaete scutata, flachen Gewebekörpern, wie denen der Melobesiaceen u. a., wo die radialen Wände die Peripherie des Kreises und die ihr parallelen Wände rechtwinkelig schneiden. Ein besonders schönes Beispiel liefern die Querschnitte des Holzes der Koniferen und Dikotylen mit ihren konzentrischen Schichten und radialen Reihen, ebenso das aus seinem Phellogen entstandene Korkperiderma. Bei dem Holz wird dieses Verhalten schon dem unbewaffneten Auge bemerklich, wenn konzentrische Jahrringe von deutlich ausgeprägten Spiegelfasern in orthogonal trajektorischem Verlauf geschnitten werden. Offenbar sind es zunächst die einander rechtwinkelig kreuzenden

Theilungen im Cambium, durch welche der Grund zu dieser Regelmässigkeit gelegt wird; dass sie aber im ausgebildeten Holze (und resp. im Kork) sichtbar bleibt, beruht auf dem sehr geringen Flächenwachsthum der Zellen; und es ist nicht unwahrscheinlich, dass auch im Urmeristem der Vegetationspunkte, Embryonen u. s. w. das unmittelbar nach den Theilungen sehr langsame Wachsthum der Zellen es bedingt, dass man hier oft so ungemein deutlich ausgeprägte rechtwinkelige Schneidungen in grösseren Gewebekomplexen wahrnimmt. — In dem mit dem Holz zugleich aus dem Cambium entstehenden Rindengewebe geht die rechtwinkelige Schneidung der Wände oft sehr bald verloren, wenn das Dickenwachsthum und die Differenzirung des Rindengewebes in verschieden wachsendes Dauergewebe störend eingreifen. Aber auch der Querschnitt des Holzes selbst kann seine normale Struktur einbüssen, wenn, durch äussere Ursachen veranlasst, das Cambium und junge Holz an einer Seite viel rascher wachsen als am übrigen Umfang; in solchen Fällen kommt es vor, dass die Spiegelfasern aufhören, orthogonale Trajektorien der Jahrringe zu sein, indem sie diese zwar noch mit einer gewissen Regelmässigkeit, aber doch schief schneiden. Nichts hindert die Annahme, dass ganz ähnliche Verschiebungen anfänglich rechtwinkelig gekreuzter Zellwände auch im Urmeristem der Vegetationspunkte stattfinden können und es scheint, als ob dies in den oben erwähnten dicken Wurzelenden mit flachem Scheitel stattfände; freilich ist das Bild hier ein ganz anderes, als am Holz, und der Vergleich liegt nicht ganz einfach auf der Hand.

Jedenfalls zeigen nun diese Erwägungen, dass in wachsenden Gewebemassen das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung sehr wohl bestehen kann, ohne dass aber nothwendigerweise auch die entsprechenden Bilder auf Längs- oder Querschnitten sichtbar werden. Wir haben hier ein ähnliches Verhalten wie bei der Stellung der Blätter am Stamm; diese kann ursprünglich nach einer bestimmten Divergenz geordnet sein, dann aber durch weiteres Wachsthum so verschoben werden, dass die Divergenz eine andere wird, ja so, dass alle Regel scheinbar aufhört. Wie nun aber die wirklich vorhandene regelmässige Blattstellung uns in den einfacheren Fällen ohne Weiteres ihre Regel erkennen lässt, in anderen dagegen eine sorgfältige geometrische Ueberlegung erfordert, so ist es auch betreffs der rechtwinkeligen Schneidung der Zellwände. — Ganz abgesehen von den etwa vorkommenden Verschiebungen, ist es oft sehr schwierig, ja zuweilen unmöglich, direkt zu bestimmen, ob die Zellwände einander rechtwinkelig schneiden oder nicht; dies besonders dann, wenn die Form des Umfangs, von welcher die Anordnung im Innern nothwendig abhängt, eine geometrisch unbekannte oder schwer zu eruirende Krümmung besitzt.

In den folgenden Paragraphen soll nun trotz dieser Schwierigkeit der Versuch gewagt werden, gewissermassen auf Umwegen zu zeigen, dass die

rechtwinkelige Schneidung im Urmeristem gewöhnlich auch da vorhanden ist, wo es auf den ersten Blick nicht so scheint; es soll, mit anderen Worten, die Hypothese wahrscheinlich gemacht werden, dass das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung, welches ja in so sehr zahlreichen Fällen gilt, auf allgemeine Geltung Anspruch macht.

§ 1. Unterscheidung und Benennung der Wandrichtungen in Vegetationspunkten.

Der Anklick gelungener medianer Längsschnitte durch Vegetationspunkte ohne Scheitelzelle lässt gewöhnlich eine schichtenweise Lagerung der Meristemzellen erkennen; die Schichten laufen im gleichen Sinne wie die Umfangslinie und zwar so, dass wenigstens die äusseren kontinuirlich unter dem Scheitel hin von einer Seite des Objekts nach der anderen umbiegen. Die Dicke der Schichten ist unter dem Scheitel am geringsten und nimmt beiderseits nach rückwärts zu, und wenn diese Dickenzunahme ein gewisses Maass überschreitet, spalten sie sich in je zwei, deren jede weiter rückwärts sich wieder spalten kann. (Vergl. als Schema Taf. IX, Fig. 1.) Da die Dicke der Schichten sich von hinten her nach dem Scheitel hin verjüngt, so laufen die die Schichten begrenzenden Zellwände nicht parallel mit der Umfangslinie, sondern so, dass sie, je weiter nach innen, je näher der Längsachse, dieser mehr und mehr parallel zu werden scheinen.

Viel weniger als diese dem Umfang gleichsinnige Schichtung wurde bisher ein anderes System von Schichten oder Zellreihen beachtet, welches die vorigen kreuzt und die Umfangslinie schneidet (Taf. IX, Fig. 1 *A a*). Wo im Urmeristem schon frühzeitig Wandbrechungen eintreten, da pflegt dieses zweite Schichtensystem kaum oder gar nicht bemerkbar zu sein; ist jenes jedoch nicht der Fall, so tritt es oft ebenso deutlich hervor, wie das dem Umfang gleichsinnige System; so z. B. bei Winterknospen von Koniferen, bei Hippuris, Elodea, an Wurzeln von Gräsern, Helianthus u. a. Auf der natürlichen Oberfläche des Vegetationspunktes erscheinen diese Schichten in der Seitenansicht als querlaufende Etagen, in der Oberansicht des Scheitels als ein System konzentrischer geschlossener Kurven.

Die Scheitelansicht eines solchen Vegetationspunkts und der Querschnitt desselben zeigt nun noch ein drittes Schichtungssystem oder Zellreihen, welche vom Centrum aus radial nach der Peripherie verlaufen.

Abstrahiren wir einmal von der sogenannten Individualität der Zellen und beachten wir ausschliesslich den Verlauf der einander nach drei Richtungen des Raums durchkreuzenden Schichten, so erhalten wir ein Bild, welches sich mit dem inneren Bau einer stark verdickten Zellwand wohl vergleichen lässt. Die drei Schichtensysteme im Vegetationskegel entsprechen dem System der konzentrischen Schichten und den beiden Systemen der sogenannten Streifungen der Zellhaut, wie sie von Nägeli beschrieben worden

sind. Schichtung und Streifung der Zellhaut beruht bekanntlich auf einem regelmässigen Wechsel von dichterer und minder dichter Substanz nach drei Richtungen des Raumes, welche sich, wie Nägeli treffend bemerkt, wie die drei Blätterdurchgänge eines Krystalls schneiden. Durch Schichtung und Streifungen wird die Substanz einer Zellhaut in polyedrische Areolen zerlegt, so zwar, dass die drei Systeme dichtester Schichten ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen die mindest dichten (wasserreichsten) Areolen eingeschlossen sind. Der Substanz einer dicken Zellhaut ähnlich ist das Urmeristem eines Vegetationskegels gebaut. Die Zellwände, nach drei Richtungen des Raumes einander schneidend, entsprechen den dichtesten Lamellen einer dicken Zellhaut, die Protoplasmakörper der Urmeristemzellen aber den weichen Areolen. Ich will diesen sich ungezwungen darbietenden Vergleich hier nicht weiter verfolgen, sondern nur hervorheben, dass er um so zutreffender wird, je kleiner die Zellen des Urmeristems sind.

Bei den grosszelligen Vegetationspunkten vieler Kryptogamen mit Scheitelzelle tritt uns anscheinend ein wesentlich anderes Bild entgegen, wie schon die schematischen Figuren 2 und 3 der Taf. IX erkennen lassen. Hier sind es vorwiegend die von innen nach aussen verlaufenden Zellwände oder Wandsysteme, welche sich dem Auge darbieten. Man erkennt aber bald, dass dieselben dem zweiten vorhin genannten System entsprechen und die mit dem Umfang gleichsinnige Schichtung ist auch in diesen Fällen mehr oder minder deutlich zu erkennen. Ebenso zeigt die Scheitelansicht oder der Querschnitt des Vegetationskegels das dritte Schichtungs-System, in Form radial nach aussen gerichteter Zellreihen. Nur wird das Bild hier am Scheitel selbst durch das Vorhandensein der Scheitelzelle und durch die Segmente derselben an Deutlichkeit sehr beeinträchtigt, während weiter abwärts sich ganz dieselben Verhältnisse wie vorhin durch das Auftreten der entsprechenden Zellwände herstellen.

Dass die bisherigen Betrachtungen sich auch bei Vegetationspunkten mit eingesenktem Scheitel ungezwungen anwenden lassen, wird aus Taf. IX Fig. 5, 6 sofort ersichtlich sein. Ebenso wenig bedarf es langer Auseinandersetzung darüber, dass, wenn wir uns die Fig. 1, 2, 3, 5, 6 der Taf. IX nur aus einer Zellschicht (in der Fläche des Papiers) bestehend denken, alsdann nur zwei Systeme von Zellwänden vorhanden sind, indem das dritte oben genannte System radialer Wände fehlt. Denken wir uns aber eine der Figuren 1, 2, 3, 5, 6 um die Längsachse xx rotirend, so würde jede der angedeuteten Linien eine Rotationsfläche liefern und zwischen den sich schneidenden Rotationsflächen würden konzentrische, ringförmige Hohlräume liegen; damit diese aber in einigermassen isodiametrische Zellen zerfallen, ist weiter nichts nöthig, als dass in dem Rotationskörper noch eine hinreichende Zahl radialer Längswände auftreten, welche dem dritten oben genannten System entsprechen. Man kann die Fig. 4 (Taf. IX) als

den Theil eines Querschnitts dieser Rotationsfigur von Fig. 1 betrachten und dann würden die Linien AA den Radialwänden (nicht den AA in Fig. 1) entsprechen. Es leuchtet ferner ein, dass die Fig. 1, 2, 3 nicht nur mediane Durchschnitte von Rotationsfiguren zu sein brauchen, sondern auch von Körpern, welche im Querschnitt elliptisch oder sonst wie geformt sind. Wir können uns z. B. die Fig. 7 auf Taf. IX als den halben Querschnitt von Fig. 1 denken.

In einem späteren Paragraphen werde ich zeigen, dass dieselben Betrachtungen, welche ich hier für Vegetationspunkte geltend mache, auch da gelten, wo es sich um rundliche Scheiben oder um kugelige oder ellipsoidische Gebilde handelt. Nur um die Darstellung zu vereinfachen, bleibe ich hier und in dem nächstfolgenden Paragraphen bei den Vegetationspunkten.

Die den drei oben genannten Schichtungssystemen oder Blätterdurchgängen des Urmeristems entsprechenden Zellwandrichtungen hat man bisher als tangentiale und radiale Längswände und als Querwände unterschieden, indem man die Namen der im fertigen Stengel, der ausgewachsenen Wurzel u. s. w. vorhandenen Wände auf die jungen, mit ihnen genetisch identischen Wände des Vegetationspunktes übertrug. Dieses Verfahren ist entwickelungsgeschichtlich immerhin gerechtfertigt, führt aber den grossen Uebelstand mit sich, dass die so ungemein wichtige Beziehung der Wandrichtungen zum Umfang des Organs innerhalb des Vegetationspunktes ganz verwischt wird. Die Längswände können aus dem fertigen Stengel oder der fertigen Wurzel bis hinauf in den Vegetationspunkt verfolgt werden, und daher ihren Namen behalten; allein ihre weitere Verfolgung bis hinauf zum Scheitel (Fig. 1 *P*, Taf. IX) zeigt sofort, dass sie dort nicht mehr längsläufig sind, sondern quer zur Wachsthumsachse stehen. Mit Rücksicht auf ihre spätere Lage können sie ja auch hier wohl als Längswände gelten, es sind aber nicht Längswände des Vegetationspunktes, sondern des später daraus entstehenden Dauergewebes und die Beziehung zwischen ihrer ursprünglichen Richtung und der Form des Vegetationspunktes wird dabei ganz übersehen. Ebenso ist es mit den Querwänden eines Stengels, einer Wurzel und ähnlich geformter Organe. Es ist leicht zu sehen, dass die späteren Querwände innerhalb des Vegetationspunktes um so steiler aufgerichtet sind, je mehr man sich dem Scheitel nähert und dicht am Scheitel können die späteren Querwände geradezu die Längsrichtung haben (Taf. IX, Fig. 1 AA), so dass hier die Beziehung zwischen Wandrichtung und Form des Vegetationspunktes ganz verloren geht. — Anders ist es allerdings mit den radialen Längswänden, sie behalten ihren Charakter vom fertigen Organtheil aus bis hinauf zum Scheitel; wir werden aber bald sehen, dass streng genommen eigentlich radiale Wände nur in sehr geringer Zahl auftreten können, und dass die meisten anscheinend radialen Wände einem nicht radialen System ange-

hören; einstweilen sei auf Fig. 7. Taf. IX verwiesen, die man sich als den halben elliptischen Querschnitt eines Stengels u. dgl. vorstellen mag; die Wände AA erscheinen nahe dem Umfang als radiale Wände, verfolgt man sie nach innen, so zeigt sich, dass sie nicht nach dem organischen Mittelpunkt hingerichtet sind, und wir werden später sehen, dass dies nach dem Gesetz der rechtwinkeligen Scheidung der Wände nicht anders sein kann. Man sieht, die bisherige Nomenklatur der Wandrichtungen hat, wenn es sich um Vegetationspunkte handelt, den grossen Uebelstand, dass sie den wahren Sachverhalt nicht bezeichnet. Noch auffallender würde dies hervortreten, wenn wir diese Benennungen auf die Fachwände in jungen Embryonen, Haarköpfchen u. dgl. ausdehnen wollten. In der That behilft man sich hier mit anderen Ausdrücken; aber gerade das, was wir anstreben, eine tiefere Einsicht in die allgemeinen geometrischen Beziehungen des Zellwandnetzes zum äusseren Umfang der Organe wird dadurch noch schwieriger gemacht.

Diese und andere Erwägungen haben mich veranlasst, schon in meiner vorläufigen Mittheilung andere Benennungen für die Wandrichtungen vorzuschlagen, die jedenfalls den Vorzug haben, dass sie auf Vegetationspunkte ebenso wie auf runde Scheiben und auf kugelige oder ellipsoidische u. dgl. Körper passen, dass sie ebenso für die Jugendzustände wie für die fertigen Theile gelten und jederzeit die wahre Beziehung der Wandrichtungen zur äusseren Form des Organs hervortreten lassen.

Ich habe pericline und anticline, dann radiale und transversale Wände unterschieden, von denen die beiden ersten Arten gewöhnlich gekrümmt, die beiden letzten immer eben sind. Ich will gleich bemerken, dass die Transversalwände im Grunde nur anticline sind, und dass ich diesen Namen nur der Bequemlichkeit wegen mit aufnehme.

Da diese neuen Benennungen nicht einfach Synonyme der älteren Namen sind, sondern einer ganz anderen Auffassung des Sachverhaltes entspringen und dazu dienen sollen, eine tiefere Einsicht in die Natur des Zellenbaues der Pflanze anzubahnen, so wird es nöthig sein, dieselben genauer zu definiren. Zuvor aber noch einige allgemeinere, erklärende Bemerkungen.

Da es sich hier ausschliesslich um die Richtungen der Zellwände handelt, und nicht die einzelnen Zellen, sondern gewöhnlich ganze Schichten und Reihen derselben in Betracht kommen, so ist es erlaubt und für die gegenseitige Verständigung bequemer, wenn überhaupt zwischen Wänden und Wandrichtungen für gewöhnlich nicht weiter unterschieden wird, wenn nicht etwa bestimmte Gründe für das Gegentheil vorliegen. Zahlreiche, in einer Flucht liegende Wände werden also wie eine Wand behandelt, und die Wand einer einzelnen Zelle kann als ein Bruchstück angesehen werden,

welches dieser oder jener Wandrichtung angehört. Dass diese Betrachtungsweise nicht nur im rein geometrischen Sinne erlaubt ist, sondern auch der Natur der Sache entspricht, zeigt sich deutlich in solchen Fällen, wo eine Wandrichtung anfangs nur durch einzelne Wände (durch Bruchstücke) vertreten ist und später durch andere gleichsinnig laufende weiter geführt wird. So sind z. B. die in Fig. 3, Taf. IX stark ausgezogenen Linien *A A* Bruchstücke anticliner Wände, die später durch die mit *a a* bezeichneten ergänzt werden. Es leuchtet ein, dass diese Ergänzung auch ausbleiben könnte und dass dann eine Wandrichtung nur bruchstückweise durch Zellwände vertreten ist; ein häufig vorkommender Fall, der zur Charakteristik gewisser Zellhautnetze wesentlich beiträgt.

Eine zweite Vorbemerkung betrifft die sogenannten Brechungen der Zellwände, durch welche die Regelmässigkeit der Schichtung und Reihenbildung um so mehr beeinträchtigt wird, je stärker sie hervortritt. Im Allgemeinen sind die Brechungen dicht am Scheitel bei kleinzelligen Vegetationspunkten, sowie im Urmeristem junger Embryonen und rundlicher Organe überhaupt, auch oft in scheibenförmigen Gebilden so gering, dass sie den wahren Sachverhalt kaum verdecken. Mit zunehmendem Alter und steigender Grösse der einzelnen Zellen nehmen die Brechungen gewöhnlich zu und stören das Bild der ursprünglichen Anordnung. Soweit mir die noch weiter zu untersuchende Thatsache bekannt ist, scheinen die Brechungen ursprünglich dadurch zu entstehen, dass je zwei Wände, welche einer Richtung angehören (z. B. *A* und *a* in Fig. 3, Taf. IX) und eine Wand von anderer Richtung schneiden, hier nicht ganz genau aufeinander treffen, so dass zwischen den beiden Ansatzstellen (*A*, *a*) ein anfänglich sehr kleines Stück der anderen Wandrichtung eingeschaltet ist. Mit zunehmendem Wachsthum und Turgor wird dieses anfangs oft kaum bemerkbare Stück grösser und zugleich knickt die Wand an den Ansatzstellen der beiden anderen ein, so dass aus nebeneinander liegenden viereckigen Zelldurchschnitten sechseckige werden. Im Gegensatz zu diesem Verhalten kommt bei den inneren Wänden der zwei- oder dreireihig geordneten Segmente von Scheitelzellen der Fall vor, dass die anfangs unter kleineren Winkeln aufeinander treffenden „Wände oder Wandstücke“ später sich so verändern, dass sie mehr und mehr in eine Flucht zu liegen kommen, wie z. B. die zwischen *S* und *x* liegenden Wandstücke in Fig. 3, Taf. IX erkennen lassen (vergl. Nägeli und Leitgeb: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Taf. XI). Für die mechanische Theorie des Wachsthums haben diese Wandbrechungen und ihre Ausgleichung gewiss mehr Bedeutung als ihnen bisher zuerkannt wurde; hier aber kann diese nicht weiter erörtert werden, vielmehr wurde ihrer nur erwähnt, weil sie das Bild des älteren Zellnetzes stören, ja die wahre Beschaffenheit unkenntlich machen können. Hierbei ist aber auch hervorzuheben, dass manche Beobachter willkürlich

oder unbewusst stärkere Wandbrechungen in ihren Bildern anbringen, als die Objekte selbst darbieten.

Um ein richtiges, gewissermassen ideal vollkommenes Gesammtbild des Zellnetzes im Urmeristem zu gewinnen, thut man offenbar am besten, schwache Wandbrechungen einstweilen gar nicht zu beachten, oder solche Objekte, wo sie dominiren, auf sich beruhen zu lassen, wozu man unzweifelhaft berechtigt ist, weil in vielen Fällen nachweislich das ursprünglich regelmässige Bild des Zellhautnetzes erst nachträglich durch Wandbrechungen gestört wird. Wir befinden uns hier in einer ähnlichen Lage wie die Astronomie, wenn sie die Bahn der Planeten elliptisch nennt, was sie doch nur insofern ist, als man von den Störungen durch andere Weltkörper absieht. Ohne ein derartiges Absehen von Nebendingen, oder was dasselbe besagt, ohne dieses Schematisiren, würde überhaupt keine Theorie, keine Aufstellung eines Naturgesetzes möglich sein. Zudem kann ich mich in unserem Falle darauf berufen, dass die Mehrzahl der Beobachter von Vegetationspunkten und jüngsten Pflanzentheilen längst gewöhnt ist, in diesem Sinne zu schematisiren. Indem man hierbei jedoch nicht von einem Prinzip ausgeht und der Phantasie zu freien Spielraum lässt, enthalten die Schemata zuweilen Unrichtiges. Ich habe bei der wiederholten, sorgfältigen Durchsicht aller einschlägigen Abhandlungen gefunden, dass meine schematischen Figuren, welche von einem bestimmten Prinzip ausgehen, den naturgetreuen Bildern der Autoren auch da entsprechen, wo die Schemata derselben Autoren ganz anders aussehen. Ich sehe darin einen weiteren Beweis für die Richtigkeit meiner Schematisirung und des ihr zu Grunde liegenden Prinzips der rechtwinkeligen Schneidung der Wandrichtungen.

Eine weitere Vorbemerkung ist für das Verständniss nicht nur dieses, sondern auch des folgenden Paragraphen sehr wichtig. Es ist zunächst ersichtlich, dass, wenn die Figuren auf unserer Taf. IX, X sich auf solche Pflanzenorgane bezögen, welche nur aus einer einzigen dünnen Zellschicht bestehen, die Linien ohne Weiteres die Wände und Wandrichtungen darstellen; dies ist auch dann der Fall, wenn man sich denkt, jede dieser Figuren beziehe sich auf ein Organ, welches aus mehreren über einander liegenden Zellschichten derselben Beschaffenheit besteht und bei einer gewissen Dicke von einer ebenen Ober- und Unterfläche begrenzt wird. — Nun aber sollen die Bilder nicht nur diesen Fällen entsprechen, sondern sie stellen auch Längsschnitte von Organen dar, welche einen kreisförmigen oder elliptischen oder sonst wie geformten Querschnitt besitzen. In solchen Fällen könnten die Wände, deren Bilder auf einem Längsdurchschnitt einer unserer Figuren entsprechen, auf einem anderen Längsschnitt ein ganz anderes Bild darbieten. Es ist z. B. leicht, sich einen Vegetationspunkt zu denken, der in dem einen Längsschnitt ein Bild wie Fig. 2, Taf. IX darbietet, in dem darauf senkrechten Längsschnitt aber ein der Fig. 3 ähnliches oder gar ein

der Fig. 10 nahekommendes[1]). Mit einem Wort, die auf einem Durchschnitt erscheinenden Linien geben durchaus noch kein Bild der wahren Form der Zellen und Zellwandflächen; man könnte aber geneigt sein, zu verlangen, dass gerade diese, d. h. die wahre stereometrische Form der Zellen und die wahre Gestalt der Wandflächen der Betrachtung zu Grunde gelegt werde. Es werden sich einzelne Fälle finden, wo dies nöthig ist. Für meinen Zweck ist es aber unnöthig, eben weil es sich nur um die Wandrichtungen und dann um die Winkel handelt, unter denen sie sich schneiden. Gesetzt auch, man hätte sich durch langes Studium und durch Modelle ein ganz klares Bild von den stereometrischen Verhältnissen eines Meristemkörpers gemacht, so würden wir doch, wenn es sich um die Wandrichtungen handelte, uns das Ganze der Länge und Quere nach durchschnitten denken oder das Modell wirklich zerschneiden müssen, da wir eben nur auf diese Art eine Vorstellung von dem gesuchten Verhältnisse gewinnen. Damit die auf den Schnittflächen sichtbaren Liniennetze dies leisten, müssen die Schnitte allerdings, der Symmetrie der Pflanze entsprechend, richtig geführt sein: der Querschnitt muss die gerade oder gekrümmte Wachsthums-(Symmetrie-)Achse rechtwinkelig schneiden und die Längsschnitte müssen mediane, d. h. solche sein, welche die Achse in sich aufnehmen. Unter dieser Voraussetzung wird die rechtwinkelige Schneidung der Zellwände faktisch vorhanden sein, wenn die Durchschnittslinien der Zellwände so beschaffen sind, dass die Tangenten ihrer Kreuzungspunkte einander rechtwinkelig schneiden. Trifft dies für jeden richtig geführten Schnitt zu, so schneiden sich die Wände überhaupt rechtwinkelig und es ist dabei ganz gleichgültig, ob man auf verschiedenen Schnitten ähnliche oder verschiedene Liniennetze sieht.

Es ist also kein Fehler oder Mangel, wenn ich im Folgenden die Wandrichtungen und ihre Winkel einfach an Längs- und Querschnitten behandle. Eine Zellwand kann jede beliebige Form haben; wenn es aber darauf ankommt, den Winkel zu bestimmen, unter dem sie eine andere Wand schneidet, wird es immer hinreichen, dieses Verhalten auf geeigneten Schnittflächen durch beide zu prüfen, denn die hier verfolgte Aufgabe ist zunächst gar nicht die, ein anschauliches stereometrisches Bild des Urmeristems zu liefern, sondern nur die Divergenz zweier Wände an einem beliebigen Punkt ihrer Durchschnittslinie zu bestimmen. Und nun zur Erklärung der neuen Bezeichnungen.

1. Pericline Wandrichtungen sind diejenigen, welche in gleichem Sinne wie die Oberfläche des Organes gekrümmt sind; sie sind in den idealen Figuren unserer Taf. IX, X mit P und p bezeichnet, je nachdem sie als primäre oder sekundäre Wände auftreten. Am Scheitel des Vegetations-

[1]) Diese Figuren sind nicht für diesen Theil des Textes gezeichnet, daher nicht alle Linien einander entsprechen.

punktes laufen die periclinen Wände quer zur Wachsthumsachse, weiter abwärts schief; wo der Vegetationspunkt in den cylindrischen oder prismatischen älteren Theil des Organs übergeht, werden sie parallel zur Achse und sind dann das, was man bisher tangentiale Längswände nannte (vergl. Fig. 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 11 *P* und *p*).

2. Anticline Wandrichtungen sind solche, deren Krümmungen derjenigen der Oberfläche des Organs, sowie auch den periclinen Richtungen entgegengesetzt sind, indem sie diese, wie unten gezeigt wird, rechtwinkelig schneiden, also ein System oder eine Schaar orthogonaler Trajektorien für jene darstellen; sie sind in den Figuren überall mit *A* und *a* bezeichnet, je nachdem sie primär oder sekundär auftreten. Fig. 1, 2, 5, 7, 8, 11 zeigen, dass die Schenkel der Anticlinen dicht am Scheitel des Vegetationspunktes der Längsachse *x x* fast parallel verlaufen, also wie Längswände aussehen, während ihre stärkst gekrümmten Theile die Achse quer schneiden. Je weiter entfernt vom Scheitel des Vegetationspunktes, desto flacher wird ihre Krümmung und desto mehr nehmen sie in ihrer ganzen Ausdehnung den Charakter von Querwänden an.

Nach dem in den Vorbemerkungen Gesagten versteht es sich von selbst, dass eine und dieselbe Zellwand im Längsschnitt als pericline, im Querschnitt als anticline auftreten kann; vergl. z. B. den Querschnitt des Stammvegetationspunktes von Salvinia weiter unten; ebenso sind die sogenannten Sextantenwände (Fig. 99) von Vegetationskegeln mit dreireihiger Segmentirung auf dem Querschnitt anticlin, auf dem Längsschnitt wenigstens theilweise pericliu.

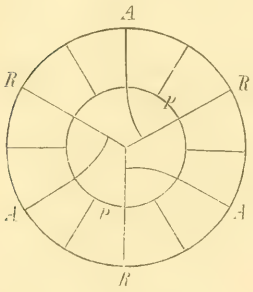


Fig. 99.

Ist der Längs- oder Querschnitt eines Meristemkörpers ein Kreis oder eine Ellipse oder diesen Formen ähnlich, so können die Anticlinen in der Nähe des Umfangs wie gerade radiale Wände aussehen (Fig. 7 Taf. IX), während sie, weiter nach innen verfolgt, sich als gekrümmte Wände leichterkennen lassen.

3. Radiale Wände (*R* und *r* Fig. 99) sind solche ebene Wände, welche die Wachsthumsachse in sich aufnehmen und die Oberfläche des Organs rechtwinkelig schneiden; es sind also bei Vegetationspunkten immer Längswände, die nur auf dem Querschnitt sämmtlich zu sehen sind. Es ist aber zu beachten, dass auch kugelige Organe eine Wachsthumsachse haben können und dass bei frei wachsenden Scheiben (Coleochaete scutata) die Achse senkrecht auf der Scheibenfläche steht. — Der Definition entsprechend giebt es überhaupt nur wenige Radialwände; die meisten so genannten sind nur die äusseren Fortsetzungen anticliner Richtungen, wie z. B. Fig. 7 Taf. IX zeigt; es ist dies eine Folge des Prinzips der recht-

winkeligen Schneidung, wonach im Mittelpunkt eines Querschnittes oder einer freien Scheibe überhaupt höchstens vier Radiale zusammentreffen können, und die rein geometrische Betrachtung führt sogar zu der Folgerung, dass diese radialen Wände als Grenzfälle anticliner Richtungen betrachtet werden können.

4. Transversale oder Querwände (*T* und *t*) nenne ich endlich solche ebene Wände oder gerade Wandrichtungen, welche die Wachsthumsachse und die Oberfläche des Organs gleichzeitig rechtwinkelig schneiden. Derartige Wände können nur in cylindrischen oder prismatischen Organen auftreten und sie würden sich, wenn diese nach einer Richtung hin sich zuspitzen, als Anticlinen zu erkennen geben. Die Aufstellung dieser Benennung könnte daher ganz unterbleiben, da sie nur einen Grenzfall der anticlinen Richtungen bezeichnet. Ich nehme sie aber doch mit auf, weil es geschraubt und sonderbar klingen würde, die Querwände eines Spirogyrafadens u. dergl. als Anticlinen zu bezeichnen.

§ 2. Konstruktion von Zellwandnetzen mit rechtwinkeliger Schneidung in Vegetationspunkten.

Ob ebene Zellwände oder, im Durchschnitt betrachtet, gerade Linien einander rechtwinkelig oder schief schneiden, ist eine Frage, welche mit einem hohen Grade von Genauigkeit durch das Augenmaass entschieden werden kann. Wo es sich um die Winkel handelt, welche eine gerade Wand mit einer kreisförmigen oder elliptischen Wand bildet, da würde zwar das Augenmaass nicht mehr entscheiden, aber im Allgemeinen zeigt dann eine einfache geometrische Ueberlegung, ob die Winkel rechte oder schiefe sein müssen. Auf diese Art überzeugt man sich leicht, dass die successiven Zweitheilungen in Fadenalgen durch Wände erfolgen, welche die Oberflächenwand des Fadens rechtwinkelig schneiden. Ebenso ist leicht und mit Sicherheit zu erkennen, dass die successiven Theilungsrichtungen der Zellgenerationen von Chroococcus, Merismopoedia, Synechococcus, Tetraspora, Gloeocapsa und vieler anderen einzelligen Algen (vergl. Nägeli „Gattungen einzell. Algen") einander rechtwinkelig kreuzen; selbst bei den gekrümmten Closterien ist kein Zweifel, dass die Theilung rechtwinkelig auf den beiden gekrümmten Seitenlinien steht. Wo Sporen- und Pollenbildung durch successive Zweitheilung der Mutterzelle eingeleitet wird, ist ebenfalls die rechtwinkelige Schneidung ausnahmslos vorhanden, und wie die oben erwähnten Algenfäden verhalten sich die gegliederten Fadenhaare unzähliger Pflanzen.

Man darf wohl überhaupt sagen, dass in fast allen Fällen[1]), wo das

[1]) Ausnahmen scheinen z. B. die schiefen Segmentwände im Protonema der Laubmoose, von denen jedoch Goebel später zeigte, dass sie ursprünglich gerade und quergestellt sind. Zusatz 1892.

Augenmaass oder eine fast unwillkürliche Ueberlegung im Stande ist, über recht- oder schiefwinkelige Schneidung zu entscheiden, die erstere stattfindet. Man ist nun gewiss berechtigt, von diesen ungemein zahlreichen Fällen ausgehend, den Analogieschluss zu ziehen, dass auch innerhalb der eigentlichen Gewebemassen mit Zellfächerung (in Vegetationspunkten, Embryonen und jüngsten Organen überhaupt) dasselbe stattfinden werde, und in der That sind auch hier die Fälle ungemein zahlreich, wo dies nicht zweifelhaft sein kann. Die rechtwinkelige Schneidung ist unzweifelhaft in all' den Fällen, wo Eizellen nach der Befruchtung zunächst in Quadranten und Oktanten zerfallen, wo keimende Sporen ihre ersten Theilungen erfahren, die durch „freie Bildung" entstandenen Endospermzellen sich durch Theilung vermehren; dagegen hört diese Gewissheit sofort auf, wenn wir uns fragen, unter was für Winkeln sich die späteren Wände in jungen Embryonen schneiden oder wenn wir gar das Zellnetz im Längsschnitt irgend eines Vegetationspunktes von komplizirterem Bau betrachten. Hier sehen wir überall gekrümmte Periclinen und Anticlinen einander kreuzen; die wahre Form der Krümmungen, die noch dazu in jeder Schicht und Reihe wechseln, ist unbekannt; das Augenmaass oder eine einfache Ueberlegung sind meist unfähig, zu bestimmen, ob die Winkel an den Kreuzungen der Anticlinen und Periclinen schiefe oder rechte sind. Diese Entscheidung kann nur durch sorgfältige Ueberlegungen erfolgen und bietet auch dann statt voller Gewissheit nur Wahrscheinlichkeit.

Um in dieser Richtung einen ersten Schritt zu thun, ist zunächst zu beachten, dass von einer auf Messungen basirten Bestimmung der wahren Krümmungsformen der Anti- und Periclinen kaum die Rede sein kann, wenn es sich nicht gerade um Kreise handelt; und selbst wenn solche Messungen möglich wären, müssten sie an einzelnen Objekten hundertfältig wiederholt werden, da die Zahl der Anti- und Periclinen eine meist sehr beträchtliche ist. Ich glaube auf diese Entscheidungsart unserer Frage wird jeder mit der Sache Vertraute gern verzichten.

Ich habe daher einen ganz anderen Weg eingeschlagen. Wenn es gelingt, aus Anticlinen und Periclinen von bekannter Krümmung und mit der Eigenschaft, einander rechtwinkelig zu schneiden, Bilder zu konstruiren, welche den verschiedenen Durchschnitten von Vegetationspunkten und anderen jüngsten Pflanzentheilen in allen wesentlichen Verhältnissen ähnlich sind, so wird daraus mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit folgen, dass auch die Objekte selbst ihren Gesammtcharakter dem Umstand verdanken, dass ihre Anti- und Periclinen einander rechtwinkelig schneiden, oder dass die einen die orthogonalen Trajektorien der andern sind.

Das einzuschlagende Verfahren zur Konstruktion solcher Bilder lässt sich zum Theil aus dem Anblick der Durchschnitte vieler Vegetationspunkte ableiten. Sehr häufig haben die medianen Längsschnitte derselben

parabelähnliche Umrisse und auch die Periclinen machen den Eindruck von Parabeln. In selteneren Fällen erscheint die Wölbung des Vegetationspunktes im Längsschnitt wohl halb elliptisch oder halb kreisförmig. Querschnitte von Vegetationspunkten sind entweder kreisrund oder ellipsenähnlich, und ebenso ist es bei Durchschnitten von Embryonen, Haarköpfchen u. s. w. und bei frei wachsenden Scheiben. Ob diese Umrissformen im mathematischen Sinne echte Parabeln, echte Kreise, Ellipsen sind, kann direkt nicht entschieden werden. Es ist jedoch erlaubt, probeweise anzunehmen, dies sei wenigstens in gewissen Fällen so, und diese Annahme bietet den grossen Vortheil, dass man es mit krummen Linien von sehr bekannter Natur, mit den Kegelschnitten zu thun hat. Es kam also jetzt die Frage auf Folgendes hinaus: wenn man einräumt, dass die Umrisse eines Meristemkörpers und seine Periclinen irgend einer Form von Kegelschnitten entsprechen; wie müssen dann die Anticlinen beschaffen sein, damit sie jene rechtwinkelig schneiden? Diese Aufgabe kann selbst mit sehr geringen geometrischen Kenntnissen, wie es die meinigen sind, gelöst werden, man bekommt durch ihre Lösung geometrisch konstruirte Liniensysteme, welche bei überall rechtwinkeliger Schneidung vielen bekannten Zellnetzen so ähnlich gemacht werden können, dass kaum noch nennenswerthe Unterschiede übrig bleiben. Man kann dann einen Schritt weiter gehen; die aus Kegelschnitten konstruirten Kopien wirklicher Zellhautnetze bieten vielfach äusserst charakteristische Bilder dar, die man sich leicht einprägen kann, und es zeigt sich dann, dass man sehr häufig Zellwandnetzen begegnet, welche offenbar jene Charaktere mit mehr oder minder grossen Abweichungen ebenfalls darbieten. Es leuchtet ein, dass ein aus Parabeln oder ein aus Ellipsen und Hyperbeln konstruirtes Schema auch solchen Zellnetzen ähnlich sehen muss, denen nicht eigentlich Parabeln, sondern nur parabelähnliche Linien, oder solche, denen nicht echte Ellipsen und Hyperbeln, sondern andere jenen ähnlich gekrümmte Linien zu Grunde liegen, und da die aus genau bekannten Linien konstruirten Bilder überall rechtwinkelige Schneidung haben, so darf man mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass jene anderen dieselbe Eigenschaft ganz oder doch nahezu haben werden. — Auf diese Weise wurde mir erst klar, warum gewisse ganz eigenthümliche Krümmungen und Anordnungen von Zellwänden immer und immer wiederkehren, auch wo es sich um Organe von der verschiedensten morphologischen Bedeutung handelt.

Im Grunde läuft mein Verfahren auf ganz ähnliche Schlussfolgerungen hinaus, wie die bei der mechanischen Deutung der zelligen Knochensubstanz im Hals des menschlichen Oberschenkels[1]), deren Anordnung ein

[1]) J. Wolff, Ueber die innere Achitektur der Knochen, in Virchow's Archiv Bd. 50.

Bild darbietet, welches die grösste Aehnlichkeit mit dem Verlauf der Druck- und Zuglinien eines belasteten Krahns besitzt. Auch in diesem Fall handelt es sich darum, aus dem Gesammtbild der mathematischen Linien einerseits und dem Gesammtbild der Knochensubstanz andererseits, die Uebereinstimmung des Prinzips beider zu folgern; da wirkliche Messungen der wahren Krümmungen an den Knochenbälkchen ebensowenig thunlich sind, wie an den Anti- und Periclinen der Vegetationspunkte. Auf ganz derselben logischen Operation beruhen Schwendener's Anwendungen der mechanischen Prinzipien auf die Deutung der Querschnittsbilder von Monokotylenstengeln [1]).

Die Figuren auf Taf. IX und X (mit Ausnahme von Fig. 8) sind nun sämmtlich aus Parabeln, Ellipsen, Hyperbeln so konstruirt, dass sich sämmtliche Anticlinen jedesmal mit sämmtlichen Periclinen rechtwinkelig schneiden. Man kann auf diese Art unzählige verschiedene Bilder herstellen. Die hier gegebenen sind jedoch den bekannten guten Abbildungen nachgebildet, durch geeignete Wahl der Entfernungen der Linien unter sich, durch Auslassung einzelner Bruchstücke, durch die Lage der Achsen u. s. w. Es sind also gewissermassen Kopien, die nur betreffs der rechtwinkeligen Schneidung unabhängig von den Originalen gewonnen, ihnen aber auch darin ähnlich sind. Ich habe übrigens nicht gerade vollständige Kopirung angestrebt, sondern meine Figuren so gehalten, dass sie als Typen für je eine Anzahl verschiedener Fälle gelten können. Dennoch wird man in Fig. 1 leicht das Schema eines kleinzelligen Vegetationskegels einer phanerogamen Pflanze wiedererkennen; es leuchtet ein, dass man ihn nach Belieben schlank oder breit machen kann [2]). Ebenso könnte Fig. 2 einem Thallusende von Diktyota (nach Nägeli) oder dem Vertikalschnitt durch den Thallus von Metzgeria furcata entsprechen, während Fig. 10 dem Horizontalschnitt der letzteren entspricht [3]). In unserer Fig. 3 wird man leicht die Aehnlichkeit mit dem medianen Längsschnitt eines Equisetumsscheitels [4]) wieder erkennen, sie würde aber auch in der Hauptsache dem einer Selaginella mit zweireihiger Segmentirung entsprechen [5]); es ist absichtlich keine Rücksicht darauf genommen, ob ein Segment zuerst durch Anticlinen oder zuerst durch Periclinen weiter getheilt wird u. dergl.

[1]) Schwendener, Das mechanische Prinzip im anat. Bau der Monokotyl. Leipzig 1874.

[2]) Man vergl. hiermit z. B. Hanstein, Die Scheitelzellgruppe in Veget.-P. der Phan. Taf. III. und Warming, Recherches sur la ramific. des Phan. Taf. IX. Fig. 2, 4, 13.

[3]) Vergl. Jahrb. für wiss. Bot. IV, Taf. V.

[4]) Cramer, Die pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli u. Cramer Heft 3, Taf. 23.

[5]) Pfeffer in Hanstein's botan. Abhandl. Heft 3 u. Treub, Recherch. s. les org. de la végét. du Selaginella 1877, T. I, 9, 19.

— Fig. 4 kann als Schema kreisförmiger Scheiben (Coleochaete scutata, Melobesia u. s. w.), aber auch zugleich für rundliche Blattlappen von Farnen, ebenso für Querschnitte cylindrischer oder konischer Organe dienen. In Fig. 5 und 6 sind Fälle von eingesenkten Vegetationspunkten dargestellt; Fig. 5 kann als Schema für ältere Prothallien von Polypodiaceen dienen; Fig. 6 ist dem Längsschnitt durch den Scheitel von Fucus vesiculosus (rechtwinkelig zur Scheitelzellreihe) nachgebildet[1]). Unsere Fig. 7 kann als medianer Längsschnitt eines Vegetationspunktes mit elliptischer Wölbung und hyperbolischen Anticlinen gelten, wie solche zuweilen an Wurzeln vorzukommen scheinen[2]). Vielleicht entspricht unsere Fig. 9 dem Zellnetz in jungen Sphagnumblättern nach Nägeli's Darstellung[3]). Dass Fig. 11 und 12 häufig vorkommenden Längsschnitten durch Wurzelenden mit und ohne Scheitelzellen entsprechen, wird sofort ersichtlich sein.

Weitere Beispiele, wo die Aehnlichkeit zwischen den Originalbildern und den geometrisch konstruirten Kopien mit rechtwinkeliger Schneidung noch viel deutlicher hervortritt, werden in § 3 folgen und wem die hier angezogene Litteratur nicht zugänglich sein sollte, der wird hinreichende Beispiele zur Vergleichung mit unserer Tafel in meinem Lehrbuch finden.

Das Eigenthümliche meiner schematischen Figuren liegt, wie erwähnt, darin, dass die Anticlinen die orthogonalen Trajektorien der Periclinen darstellen und dass sie, der leichten geometrischen Behandlung wegen, aus Kegelschnitten konstruirt sind.

Dieser Konstruktion liegen nun folgende Sätze zu Grunde.

1. Ist der Umriss eines Vegetationspunktes eine Parabel (Taf. IX, Fig. 1, 2, 3, 5, 6) und sind auch seine sämmtlichen Periclinen Parabeln, so bilden sie mit dem Umriss selbst eine Schaar konfokaler Parabeln von verschiedenem Parameter, deren gemeinsamer Focus in den Figuren durch den Durchschnittspunkt der Linien $x\,x$ und $y\,y$ angegeben ist, welche Linien die Richtung der Achse und des Parameters angeben. Sollen die Anticlinen die orthogonalen Trajektorien der Periclinen sein, so müssen in diesem Fall auch die Anticlinen eine Schaar konfokaler Parabeln darstellen und zwar so, dass ihr gemeinsamer Focus und ihre Achse mit dem Focus und der Achse der Periclinen zusammenfallen; die Linien $x\,x$ und $y\,y$ sind also zugleich Achse und Parameterrichtung der Anticlinen.

2. Ist der Umriss eines Vegetationspunktes eine Hyperbel[4]), und sind

---

1) Rostafinski, Beiträge zur Kenntniss der Tange Heft I, T. I, 9.

2) Strassburger, die Koniferen u. Gnet. Taf. 24 u. de Bary, vergl. Anatomie, p. 14.

3) Nägeli, Pflanzenphys. Unters. Heft I, Taf. IX, Fig. 1–6.

4) Da die entsprechenden Konstruktionen Bilder liefern, welche von den parabolischen nicht auffallend verschieden sind, so habe ich für diesen Fall keine Figuren beigefügt.

auch sämmtliche Periclinen konfokale Hyperbeln mit derselben Achsenrichtung und von verschiedenem Parameter, so sind die Anticlinen die orthogonalen Trajektorien der Periclinen, wenn sie eine Schaar konfokaler Ellipsen darstellen, welche den Focus und die Achsenrichtung mit jenen gemein haben.

3. Ist der Umriss eines Vegetationspunktes (oder einer Meristemscheibe) eine Ellipse, und sind auch sämmtliche Periclinen konfokale Ellipsen, die nach innen hin immer gedehnter werden, so sind die Anticlinen orthogonale Trajektorien der Periclinen, wenn sie eine Schaar konfokaler Hyperbeln darstellen, welche die Brennpunkte der konfokalen Ellipsen umlaufen und die Achsenrichtung mit jenen gemein haben. Unsere Fig. 7, Taf. IX stellt diesen Fall dar, doch so, dass der Vegetationspunkt von einer halben Ellipse begrenzt wird, deren grosse Achse durch $x'x'$, deren Parameter durch $y'y'$ dargestellt ist. Der Durchschnittspunkt beider ist der eine Brennpunkt der Ellipse, also zugleich der der Periclinen und der der anticlinen Hyperbeln [1]).

Die drei Sätze würden sich in einen zusammenziehen lassen, da 3 nur die Umkehrung von 2 und der Satz 1 nur der Grenzfall von 2 und 3 ist.

Da der Kreis als eine Ellipse mit unendlich kleiner Excentricität (Entfernung der Brennpunkte) betrachtet werden kann, so können die Radien des Kreises als Hyperbeln von unendlich kleinem Parameter gelten. Ebenso kann die kleine Achse einer Ellipse als eine gerade gestreckte Hyperbel gelten, welche den Grenzfall zwischen den beiden, die Brennpunkte der Ellipse umlaufenden Hyperbelscharen darstellt; übrigens ergiebt dies schon die Betrachtung von Fig. 7. Diese Betrachtungen können gelegentlich zur Deutung von Zellhautnetzen benutzt werden. Käme z. B. der Fall vor, dass der Scheitel eines Vegetationspunktes von einer geraden Linie begrenzt wäre, statt geradliniger Zellreihen aber elliptische Anticlinen und hyperbolische Periclinen besässe, so würde sich die Deutung ohne Weiteres aus dem Gesagten ergeben. Um sich diesen Fall zu veranschaulichen, drehe man Taf. IX so um, dass die Wölbung von Fig. 7 abwärts gekehrt ist und dass die kleine Achse der Ellipse die nach oben gekehrte Scheitelfläche darstellt. Es würde derartiges wohl eintreten können, wenn ein anfangs hyperbolischer Vegetationspunkt immer flacher wird.

Die Herstellung der schematischen Zellhautnetze mit rechtwinkeliger Schneidung kann nun leicht in folgender Art bewerkstelligt werden. Man zeichnet auf steifen Karton eine grössere Anzahl von Parabeln, Hyperbeln und Ellipsen von verschiedenem Parameter, bezeichnet die Achsen und Parameter, und schneidet die Figuren sorgfältig aus. Nachdem man ferner auf dem Papier, welches das Zellenschema aufnehmen soll, zwei rechtwinkelig

[1]) Vergl. Schloemilch, Uebungsbuch zum Studium der höheren Analysis II, p. 299.

gekreuzte gerade Linien gezogen hat, welche der Achse und dem Parameter der konfokalen Kurven entsprechen, während ihr Kreuzungspunkt den gemeinsamen Focus bildet, legt man die Kartonmodelle so auf, dass die Achsen und Parameter mit denen des herzustellenden Bildes sich decken, und umfährt die Modelle mit der Bleistiftspitze. Die Entfernungen der Periclinen und Anticlinen unter sich können denen eines zu kopirenden Zellhautnetzes nachgebildet werden, indem man Modelle von geeignetem Parameter benutzt.

Auf diese Art sind die Figuren auf Taf. IX und X mit Ausnahme von Fig. 4 und 8 hergestellt,

Die Voraussetzung für eine derartige Kopirung oder Schematisirung von Zellhautnetzen ist die, dass die Periclinen und Anticlinen sich überhaupt als konfokale Kurven darstellen. Das ist nun aber keineswegs immer, wenn auch gewöhnlich der Fall. Sehr häufig sind Vegetationspunkte am Scheitel abgeflacht oder gar eingesenkt, wie Fig. 8, Taf. IX, so dass unsere Konstruktion sie nicht mehr nachahmen kann. Dennoch zeigt der Verlauf der Anticlinen, soweit man im Stande ist, nach dem Augenmaass zu urtheilen, dass sie auch in diesen Fällen die Periclinen rechtwinkelig schneiden. Es kommt aber wohl auch vor, dass dies nicht geschieht; ist Letzteres der Fall, so glaube ich, dass nachträgliches Wachsthum die ursprünglich orthogonal-trajektorische Anordnung gestört, Verschiebungen bewirkt hat, worauf ich weiter unten zurückkomme.

Von derartigen Fällen sind aber diejenigen zu unterscheiden, wo von einer konfokalen Anordnung der Periclinen und Anticlinen überhaupt keine Rede sein kann, was aber keineswegs ausschliesst, dass sich dieselben rechtwinkelig schneiden. Die klarsten Beispiele für diesen Fall liefern die Wurzelhauben der Kryptogamen mit Scheitelzelle (wie Fig. 12, Taf. IX) und viele Wurzelhauben von Angiospermen (wie Fig. 11). Die einzelnen Kappen und Schichten derselben bilden, wie der Anblick der Objekte oder guter Bilder sofort zeigt, entschieden nicht konfokale Kurven und dem entsprechend sind auch die Anticlinen nichts weniger als konfokal unter sich oder mit den Periclinen. Die Anticlinen erheben sich über den Scheitel des Wurzelkörpers gewissermassen wie die Strahlen eines Springbrunnens, ihre Konvexitäten der Wachsthumsachse und dem Scheitel zukehrend, während im konfokal gebauten Wurzelkörper die Anticlinen gegen den Scheitel konkav gekrümmt sind. Aehnliche Bilder, wie die meisten Wurzelhauben, bieten übrigens auch manche Vegetationspunkte von anderer Natur, so z. B. in jungen Samenknospen und in männlichen Blüthenanlagen von Ephedra nach Strassburger's Abbildungen[1]).

In den bisher genannten und manchen anderen Fällen nicht konfo-

1) Strassburger, Koniferen und Gnetaceen Taf. XIV, Fig. 3 und 4; Taf. XV, Fig. 45, 47.

kalen Baues von Vegetationspunkten und Wurzelhauben machen die Periclinen gewöhnlich den Eindruck, als ob eine Parabel so hingeschoben worden wäre, dass ihre Achse immer mit der Längsachse des Organs zusammenfällt, wonach sich dann der Verlauf der orthogonalen Anticlinen richtet. Um derartige Konstruktionen kurz bezeichnen zu können, will ich sie koaxiale, im Gegensatz zu den gewöhnlichen konfokalen, nennen.

Die Herstellung genauer Bilder mit rechtwinkeliger Schneidung aller Wände ist in diesem Fall nicht so leicht, wie im vorigen, da die Zeichnung von Modellen für die orthogonalen Trajektionen sehr zeitraubend werden müsste. — Die Lösung der allgemeinen Aufgabe, die Trajektorien irgend einer Kurve zu finden, wenn letztere in ihrer Ebene parallel einer gegebenen Richtung verschoben wird, findet sich bei Schlömilch, Uebungsbuch zum Studium der höheren Analysis II. p. 300.

Jedenfalls steht soviel fest, dass bei ganz gleichem Umriss der innere Bau konfokale oder nicht konfokale Linien zeigen kann. Schematisch veranschaulicht ist dies in Fig. 11 und 12, Taf. IX, wo die Kappen der Wurzelhaube genau mit demselben Parabelmodell gezeichnet sind, wie der Umriss des Wurzelkörpers, und die typische Aehnlichkeit dieser Bilder mit wirklich vorkommenden Wurzelspitzen wird Niemand leugnen.

Die Thatsache aber, dass Organe von gleichem Umriss konfokale und nicht konfokale[1]) Konstruktionslinien zeigen können, während die rechtwinkelige Schneidung in beiden Fällen stattfindet, weist uns darauf hin, dass der Verlauf der Konstruktionslinien, ob sie nämlich konfokal oder nicht konfokal sind, auf einer Verschiedenheit der Vertheilung des Wachsthums im Inneren beruht; ist dies der Fall, so wird man aus dem Verlauf der Anti- und Periclinen auf die Vertheilung des Wachsthums im Inneren eines Vegetationspunktes oder sonstigen Meristemkörpers schliessen können, worauf ich in einem späteren § zurückkomme.

§ 3. Geschlossene Meristemflächen.

Die Längsschnitte der Vegetationspunkte sind nur nach vorn, am Scheitel und in dessen nächster Umgebung scharf begrenzt; nach hinten geht das Urmeristem so stetig in die sich differenzirenden Gewebe über, dass eine Grenze überhaupt nicht gezogen werden kann; der Meristemkörper eines Vegetationspunktes ist nach hinten gewissermassen offen oder nicht geschlossen. Im Gegensatz dazu will ich als geschlossene Meristemflächen alle diejenigen bezeichnen, welche allseitig begrenzt und ganz mit Meristem erfüllt oder doch

[1]) Bei nicht konfokaler Konstruktion scheint es häufig vorzukommen, dass die periclinen Wände nur spät und unvollkommen sich ausbilden (z. B. Auszweigungen junger Blätter von Marsilia); in solchen Fällen erkennt man den nicht konfokalen (aber wahrscheinlich konaxialen) Bau sofort an den Krümmungen der Anticlinen, welche ihre Konvexitäten der Wachsthumsachse und dem Scheitel zukehren.

am Umfang von Meristem gebildet sind. In diesem Sinne ist auch der Querschnitt eines kegelförmigen Vegetationspunktes eine geschlossene Meristemfläche; eine solche kann auch gebildet werden von frei wachsenden Gewebescheiben, wie Coleochaete scutata, oder von Längs- und Querschnitten junger Embryonen oder von Brutknospen, Haarköpfchen u. dgl. — Die Aufstellung dieses Begriffs mag für andere Zwecke überflüssig sein, für die hier anzustellenden Betrachtungen ist die Zusammenfassung so heterogener Dinge gerade deshalb von Interesse, weil sie trotz ihrer sonstigen Verschiedenheit ähnliche Zellhautnetze darbieten, die sich leicht auf ein einziges Schema zurückführen lassen.

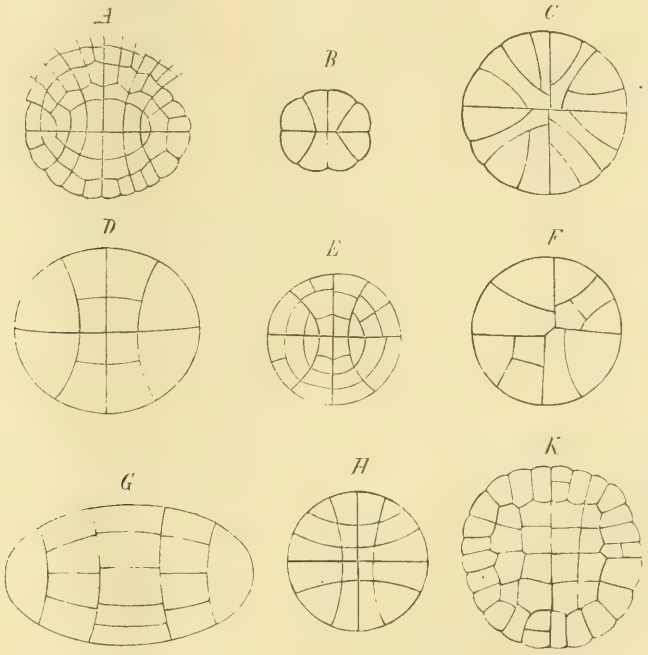


Fig. 100.

A Keimscheibe von Melobesia Lejolisii nach Rosanoff. *B C* Scheitelansicht des Haarköpfchens von Pinguicula vulgaris. *D* Querschnitt des Vegetationskegels von Salvinia nach Pringsheim. *E* Dasselbe von Azolla nach Strassburger. *F* Wurzelkappe von Equisetum nach Nägeli und Leitgeb. *G* Querschnitt eines Blattnerven von Trichomanes nach Prantl. *H K* Querschnitte durch verschieden alte Sporogonien von Andreaea nach Kühn.

Die Vergleichung der verschiedensten Objekte zeigt, dass es für das Zustandekommen des späteren Gesammtbildes gleichgiltig ist, ob die Meristemscheibe ursprünglich aus einer einzigen Zelle bestand oder ob sie ihre Entstehung selbst vorausgehenden Theilungen verdankt. So geht bekanntlich ein Querschnitt durch den Vegetationskegel von Salvinia und Azolla (Fig. 100 *D E*) durch zwei Segmente der Scheitelzelle und zeigt in Folge

dessen eine Wand, welche die Scheibe in zwei gleiche Hälften theilt; die weiteren Theilungen verlaufen aber genau so, als ob die Querscheibe ursprünglich einzellig und als ob die erste Wand eine Halbirungswand der einzelligen Scheibe wäre. — Im Grunde ist es ebenso bei den Querschnitten durch Vegetationskegel mit dreireihiger Segmentirung, wie denen der Equiseten- und Farnwurzeln und bei Stammspitzen von Equisetum, wo der Querschnitt drei radiale Wände zeigt, welche ihn in drei gleiche Theile zerlegen (Fig. 99, p. 1080); diese einander unter 120^0 schneidenden Radialwände sind bekanntlich eine Folge der dreireihigen Segmentirung der Scheitelzelle. Die Querscheibe war überhaupt niemals einzellig, sondern von vornherein dreitheilig. Die weiteren Theilungen in den drei Sektoren verlaufen nun aber gerade so, wie es unter diesen veränderten Umständen der rechtwinkeligen Schneidung entspricht, wie sofort einleuchtet, wenn man die Sextantenwände in Fig. 99 mit den Oktantenwänden in Fig. 100 *A* bis *F* vergleicht.

Da, wie es scheint, die Mehrzahl der geschlossenen Meristemflächen elliptischen Umriss besitzt und die Behandlung dieses Falls sich durchsichtiger machen lässt, als die Schneidungen in kreisförmigen Scheiben, die selbst am besten auf den Grenzfall der Ellipse mit unendlich kleiner Excentricität zurückgeführt werden, so mag zunächst in Fig. 101 das Schema für die Anordnung des Zellhautnetzes in einer elliptischen Fläche vorgeführt werden. Es ist hierbei eine konfokale Anordnung der Peri- und Anticlinen ins Auge gefasst, da, wie es scheint, disfokale Anordnungen in elliptischen Meristemflächen nicht vorkommen.

Der Forderung der rechtwinkeligen Schneidung wird nun dadurch Genüge gethan, dass die Ellipse durch zwei gerade radiale succedane Wände in Quadranten zerlegt wird, welche der kleinen und grossen Achse entsprechen und sich im Mittelpunkt schneiden. Indem wir es für unseren Zweck als gleichgiltig betrachten, welche weiteren Wände nun zuerst auftreten und welche folgen, und nur die rechtwinkelige Schneidung im Auge behalten, versteht es sich von selbst, dass die nunmehr auftretenden Periclinen *P p* ebenfalls Ellipsen sein müssen, und weil sie die Brennpunkte mit der Umfangsellipse gemein haben, nach innen hin immer gestreckter werden müssen. Die Anticlinen (*A* und *a*), sie mögen früher oder später auftreten, müssen nach dem in § 2 Gesagten Hyperbeln sein, welche die beiden Brennpunkte der konfokalen Ellipsen umlaufen, wenn rechtwinkelige Schneidung stattfinden soll. Die hyperbolischen Anticlinen sind nach der gemachten Voraussetzung die orthogonalen Trajektorien der elliptischen Periclinen und umgekehrt.

Beachtet man nun ferner, dass es ganz von der Natur der Pflanzenspecies abhängt, ob die einen Wände früher oder später auftreten, ob die Konstruktionslinien ganz oder nur bruchstückweise vertreten sind, was an der Gültigkeit unseres Schemas nichts ändert, so wird man die in

Fig. 100 dargestellten Zellhautnetze, zunächst *A*, *B*, *D*, *G* ohne jede Schwierigkeit auf unser Schema zurückführen können. Die Linien in den genannten Figuren verlaufen ebenso, wie sie dargestellt sind, weil die Umrisse Ellipsen sind, weil die Anordnung eine konfokale ist und weil die Anti- und Periclinen einander rechtwinkelig schneiden. Wäre die rechtwinkelige Schneidung und Konfokalität nicht die Grundbedingung für die Anordnung der Zellen, so wäre durchaus nicht einzusehen, warum so ganz verschiedene Gebilde von elliptischem Umriss, wie sie in Fig. 100 dargestellt sind, und viele andere, gerade diese und keine andere Anordnung der Konstruktionslinien zeigen sollten. Um dies recht klar einzusehen, denke man sich nur in den genannten Figuren, ähnlich wie es in *A* ohnehin der Fall ist, die Periclinen zu vollständigen Ellipsen ergänzt. — Wie durchgreifend unserm Schema Genüge geleistet wird, zeigt auch der Umstand, dass Querschnitte sehr junger Gefässbündel, wenn sie elliptischen Umriss haben, die der Fig. 101 entsprechende Anordnung der Zellen zeigen; so ist es z. B. in sehr jungen Blättern von Zea Mais, und in Internodien von Clematisarten. Man sieht dergl. freilich erst dann, wenn man weiss, worauf es ankommt, wie in vielen anderen Fällen.

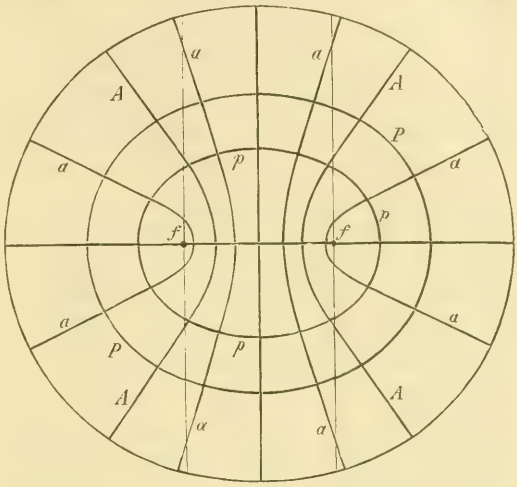


Fig. 101.

Man könnte nun vielleicht einwenden, dass die elliptische Form der Umrisse oft nur eine scheinbare, dass sie nur ein der Ellipse ähnliches Oval sei und dass demzufolge die Anticlinen auch nicht wirkliche Hyperbeln, sondern nur hyperbelähnliche Linien seien. Ich habe gegen diese Annahme nichts einzuwenden, wenn man nur zugiebt, dass die Anticlinen und Periclinen einander rechtwinkelig schneiden. Dass dies aber wirklich der Fall ist, wird, wie ich glaube, durch eine einfache Ueberlegung zur Gewissheit. Wenn die rechtwinkelige Schneidung nicht das Konstruktionsprinzip wäre, wie ist es dann zu begreifen, dass den elliptischen oder ellipsenähnlichen Umrissen und Periclinen jederzeit hyperbolische oder hyperbelähnliche Anticlinen entsprechen? Warum sollten nicht bei Organen von ganz verschiedener morphologischer Natur Zellnetze der allerverschiedensten Form entstehen? Selbst die Unterscheidung in Periclinen und Anticlinen würde dann als

sinnlos wegfallen; wenn diese einander nicht unter einem bestimmten Winkel schneiden müssen, was hindert sie dann, einander und die Umfangslinie in allen möglichen Winkeln zu schneiden, und Zellhautnetze jeder erdenklichen Form zu bilden? Von der jetzt als Erklärungsgrund so beliebten Erblichkeit kann doch wohl hier keine Rede sein, wo es sich um völlige Uebereinstimmung von Haarköpfchen und Embryonen, von Blattnerven und Thallusscheiben u. s. w. handelt.

Nun denken wir uns ferner, in unserem Schema Fig. 101 verkürze sich die Excentricität der Ellipse mehr und mehr, diese runde sich mehr und mehr zum Kreise, bis endlich ihre beiden Brennpunkte in einen Punkt zusammenfallen und aus der Ellipse ein Kreis wird. Wird hierbei das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung beibehalten, so müssen die hyperbolischen Anticlinen schliesslich in gerade Linien übergehen, welche die Radien des Kreises darstellen. In einer kreisförmigen Meristemscheibe müssten also nicht nur die ersten einander rechtwinkelig kreuzenden Quadrantenwände, sondern auch die später auftretenden streng radiale sein, sämmtliche Wände müssten fächerartig vom Centrum aus gegen die Peripherie verlaufen. Man bemerkt nun, dass dies dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung durchaus zuwider wäre, die radialen Wände würden wohl auf dem kreisförmigen Umfang rechtwinkelig sein, aber im Centrum sehr spitze Winkel bilden. Das kommt nun in der That nicht vor und wird in der Pflanze dadurch vermieden, dass, wie Fig. 100 *C*, *F*, *H* zeigt, die Wände, welche nach den Quadrantenwänden entstehen, sich nicht im Mittelpunkt, sondern vorher an die Quadrantenwände selbst mit der entsprechenden Biegung ansetzen. Hierbei ist nun noch eine Verschiedenheit der Kreisscheibe von der elliptischen zu bemerken. Die letztere weist, wie Fig. *A*, *B*, *D*, *G* (Fig. 100) zeigt, nur zwei Systeme von Anticlinen auf, welche die grosse Achse schneiden und den beiden Brennpunkten in dieser entsprechen. In der Kreisscheibe dagegen kommen vier Systeme von Anticlinen zum Vorschein (*C*, *H*), entsprechend den vier gleichen Armen des Kreuzes, welches die Quadrantenwände bilden, und in jedem Oktanten können dann wie in *C* noch Anticlinen einer höheren Ordnung auftreten, welche sich an die der ersten ansetzen.

Geschlossene Meristemflächen brauchen indessen nicht immer elliptisch oder kreisförmig zu sein; sie können auch polarisirte Figuren bilden, d. h. der Umriss kann an dem einen Ende eine andere Form haben als am anderen, wie der Längsschnitt der Moosfrucht Fig. 102 *A*. Ist in diesem Falle das eine Ende des Längsschnittes elliptisch geformt, so erblickt man auch die entsprechenden hyperbolischen Anticlinen. Das verjüngte Ende der Figur, gewissermassen den Stiel bildend, zeigt anders geformte Anticlinen, die aber, so weit das Augenmass entscheidet, wohl als solche zu betrachten sind, welche die Umfangskurve rechtwinkelig schneiden. Die zahlreichen von Leitgeb und Kienitz-Gerloff gegebenen Abbildungen von Längsschnitten

verschiedener Moosfrüchte bieten die mannigfaltigsten Beispiele verschiedener Umfangskurven und der ihnen entsprechenden Anticlinen.

In vielen anderen Fällen ist der stielartige Theil des Organs von diesem viel schärfer abgesetzt und zudem der Stiel selbst mit dem anderen Ende an das mütterliche Organ befestigt. Dem schroffen Uebergang von dem Köpfchen zum Stiel entsprechend, sind dann auch die rechtwinkelig schneidenden Anticlinen anders als im vorigen Fall gestaltet, wie Fig. 102 *D*, *E*, *F* zeigt. Diese Bilder sind nach den genannten Autoren möglichst genau mit allen Brechungen und ohne jede Schematisirung meinerseits kopirt; in der Nägeli'schen Figur *D* tritt die Aehnlichkeit mit unserem Schema 3 sofort deutlich hervor, weniger ist dies bei *F*, am wenigsten bei *E* der Fall und ich zweifle nach eigener Erfahrung in diesen Dingen nicht, dass, wenn die Zeichnungen *E* und *F* unter dem Einfluss des Satzes von der rechtwinkeligen Schneidung gezeichnet oder einfach nach den Objekten photographirt wären, auch in ihnen die dem Schema entsprechende Anordnung deutlicher hervortreten würde. Wie sehr es bei Herstellung der Zeichnungen von derartigen Objekten auf die subjektive Wahrnehmung ankommt, zeigt nicht nur die Vergleichung von *A* und *D* einerseits mit *E* und *F* andererseits, sondern auch mit Kny's Zeichnungen von jungen Osmunda-Vorkeimen (Jahrb. f. w. Bot. VIII, Taf. I), wo die ohne die Kenntniss unseres Prinzips dargestellten Anticlinen doch zum grossen Theil richtig gekrümmt sind.

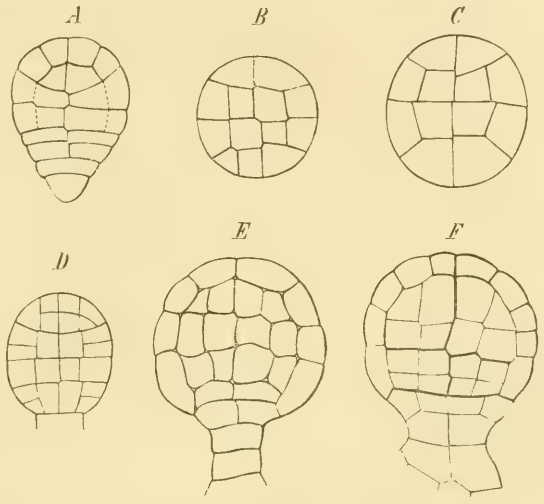


Fig. 102.

A Längsschnitt, *B* Querschnitt des Embryos von Lejeunia calcarea nach Leitgeb. *C* Getheilte Centralzelle des Antheridiums von Cyathea medullaris nach Bauke. *D* Junge Brutknospen von Lunularia nach Nägeli. *E* Embryo von Nicotiana nach Hanstein. *F* Längsschnitt des Antheridiums von Antrhoceros nach Waldner.

Wenn der Uebergang vom kopfförmigen Theil zum Stiel die geeignete Form besitzt und eine anticline Wand des ersteren sich so ansetzt, dass sie den Stielansatz überspannt, so entsteht das, was Hanstein bei den Embryonen der Phanerogamen die Hypophyse genannt hat, der in Fig. 103 mit *h* bezeichnete Theil. Es ist kein Grund vorhanden, den Begriff „Hypophyse" auf die Embryonen der Phanerogamen zu beschränken, da

sich ganz ähnliche Konfigurationen und aus ähnlichen Formverhältnissen des Umrisses entspringend auch bei Antheridien, Haaren und überhaupt bei gestielten Köpfchen vorfinden (Fig. 103 und 104). — Denkt man sich an dem Schema Fig. 101 das eine Ende der Ellipse mit einem Stiel versehen, so zwar, dass dieser gerade von einer der hyperbolischen Anticlinen überspannt wird, so erhalten wir das Schema für den von Koch so klar gezeichneten Orobanche-Embryo (103, *B*) mit seiner Hypophyse *h*. Die die Hypophyse überwölbende, in das Köpfchen hineinragende Anticline braucht nicht einmal ursprünglich diese Form zu haben, sie kann anfangs gerade oder schwach gekrümmt sein und, indem das Ganze in geeigneter Weise wächst, erst später die starke Wölbung annehmen; dass Letzteres unter Beibehaltung der rechtwinkeligen Schneidung möglich ist, leuchtet von selbst ein und wird durch Fig. 106 (weiter unten) erläutert. Dass die Hypophyse bei sehr verschiedenen Formen des Umrisses zu Stande kommt, zeigen die hier beistehenden Figuren; es kommt wesentlich nur darauf an, welche Krümmung die Uebergangsstelle von Stiel und Köpfchen besitzt und ob gerade an dieser Stelle eine anticline Wand sich befindet. Es bedarf übrigens kaum der Erwähnung, dass in der Hypophyse weitere Periclinen und Anticlinen auftreten können oder dass sie einzellig bleiben kann, ebenso, dass durch weiteres Wachsthum und damit verbundene Formänderungen die Hypophyse Verzerrungen erleiden oder im Gewebekomplex ganz verwischt werden kann.

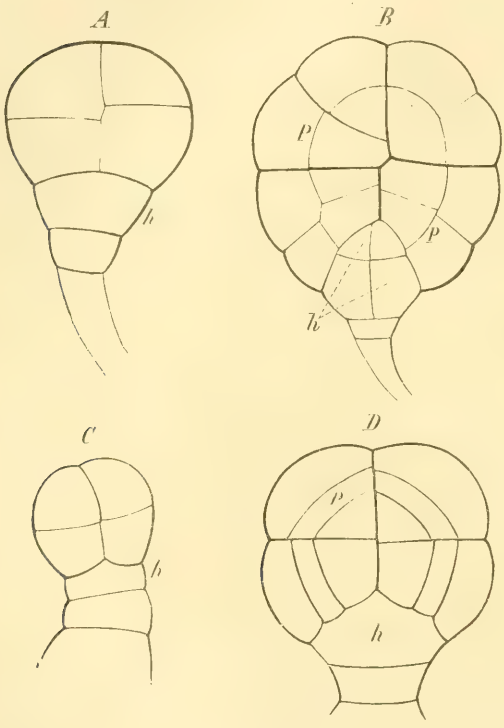


Fig. 103.
A B verschieden alte Embryonen von Orobanche nach Koch. *C D* verschieden alte Antheridien von Nitella nach Skizzen von Sachs. *h* bedeutet überall die Hypophyse.

Ich komme schliesslich noch einmal auf unser Schema Fig. 101 zurück, um noch einige Bemerkungen daran zu knüpfen, die vielleicht dazu beitragen, etwaige Missverständnisse zu zerstreuen. — Nicht bloss bei Meristemscheiben,

sondern überall, wo es sich darum handelt, durch ein System konzentrischer Schichten (Periclinen) ein System orthogonaler Trajektorien (Anticlinen) zu legen, müssen, wenn der Umfang ein elliptischer oder auch nur ovaler ist, Figuren entstehen, welche unserm Ellipsenschema entsprechen. So geschieht es zuweilen, dass das Mark und Holz dikotyler Holzpflanzen im Querschnitt konfokale Ellipsen darstellen. Die Markstrahlen, da sie normal die orthogonalen Trajektorien der Jahrringe sind, zeigen in diesem Fall die Krümmung und Anordnung wie in Fig. 101. — Holzquerschnitte von kreisförmigem Umriss und genau centralem Mark zeigen die Markstrahlen in Form geradliniger Radien, wenn die Jahrringe konzentrische Kreise sind; dagegen werden sie krummlinig, wenn die einzelnen Jahrringe in sich ungleichförmig dick sind; ist das Mark excentrisch und der Umriss des Holzquerschnitts von beliebiger Form, so bilden die Markstrahlen krumme Linien, deren Verlauf aus der rechtwinkeligen Schneidung mit den Jahrringen beurtheilt und künstlich konstruirt werden kann. Ganz wie die Markstrahlen verhalten sich die Risse, welche bei dem Austrocknen mehrjähriger Holzstücke entstehen, da die Risse immer rechtwinkelig zu den Tangenten derjenigen Punkte gerichtet sind, wo sie die Holzschichten durchbrechen. — Wird ein fortwachsender Holzkörper an einer Seite durch Abreissen eines Rindestreifens verletzt, an dieser Stelle der weitere Holzzuwachs verhindert, so überwallen die Seitenränder der Wunde, die Jahresringe machen hier eigenthümliche schneckenlinige Krümmungen und die Markstrahlen werden dem entsprechend, weil sie die orthogonalen Trajektorien jener sind, ebenfalls gekrümmt.

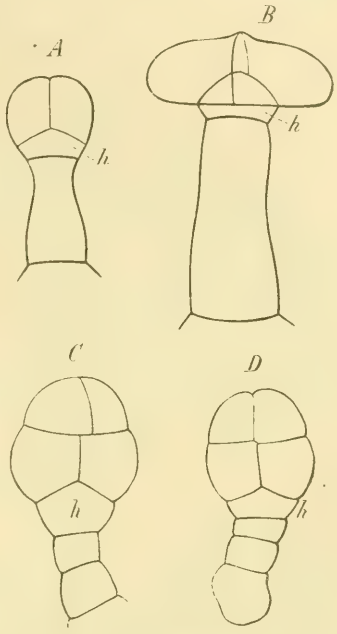


Fig. 104.
AB verschieden alte Haare des Blattes von Pinguicula vulgaris nach der Natur. *C* Haar von Cucurbita Pepo nach der Natur. *D* Embryo von Nicotiana nach Hanstein. — *h* überall die Hypophyse.

Unsere Fig. 105 würde das Bild der von Markstrahlen durchsetzten Jahrringe eines solchen Holzes darstellen, wenn man die Periclinen für die Grenzen der Jahrringe, die Anticlinen für die der orthogonal trajektorischen Markstrahlenzellen gelten lässt. Unsere Fig. 105 ist aber thatsächlich das Bild einer Thallusscheibe von Melobesia, die einzelnen Linien bedeuten nicht Jahrringe und Markstrahlen, sondern Zellwände.

Diese Beispiele zeigen zur Genüge, dass ganz unabhängig von der Natur des Objektes jedesmal ähnliche Bilder entstehen müssen, wenn ähn-

liche Systeme pericliner Schichten von orthogonalen Trajektorien durchsetzt werden.

§ 4. Beziehungen zwischen Zellwandnetzen und Wachsthum im Urmeristem.

Die von den Beobachtern der Vegetationspunkte, Embryo-Entwickelungen u. s. w. ganz gewöhnlich gebrauchten Ausdrucksweisen, wie z. B.: dieser oder jener Vegetationspunkt wachse vermittelst einer Scheitelzelle oder nicht, das Wachsthum werde durch Segmentirung dieser oder jener Art vermittelt u. s. w. beruhen ganz offenbar auf der stillschweigend gemachten Voraussetzung, dass das Wachsthum überhaupt eine Wirkung der Zelltheilungen sei, und dass sich die Frage, ob und wie ein Meristemkörper wächst, aus der Anordnung der Zellwände unmittelbar beantworten lasse.

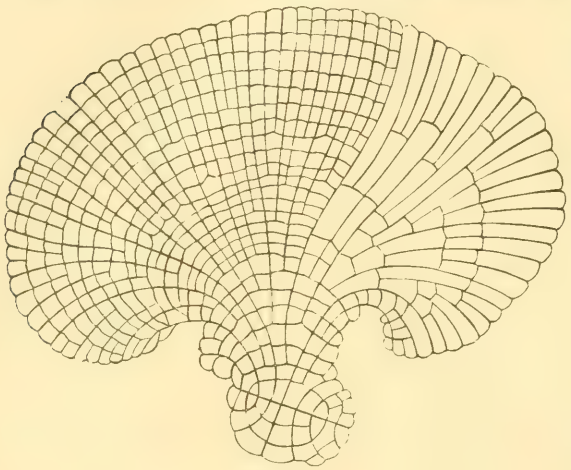


Fig. 105.

Thallus von Melobesia Lejolisii nach Rosanoff; an der ursprünglich elliptischen Keimscheibe ist nur ein Theil des Umfangs weiter gewachsen und dann seitwärts überwallt. — In dem Lappen rechts sind zahlreiche Periclinen weggelassen; das Bild des Zellnetzes wird dadurch auffallend anders, obgleich im Wachsthumsgesetz dadurch nichts geändert ist.

Nun ist aber leicht ersichtlich, dass die Frage, ob ein Organ überhaupt wachse, mit dem Vorhandensein von Theilungswänden nicht nothwendig zusammenhängt; bei den Siphoneen sehen wir Wachsthum und morphologische Gliederung ohne Fächerung des Innenraumes durch Theilungswände fortschreiten, und auch wenn wir diese Pflanzen nicht kännten, würde die rein theoretische Betrachtung zeigen, dass Volumenzunahme und Sprossung nicht auf der Zelltheilung beruhen, sondern dass diese durch jene bedingt wird. Ausserdem ist auch das Vorhandensein eines Zellhautnetzes innerhalb des äusseren Umrisses eines Organs kein Beweis dafür, dass dieses sich zur Zeit der Beobachtung im Zustande des Wachsthums befinde; wir kennen ja Fälle genug, wo Vegetationspunkte und embryonale Gebilde sich Monate lang in vollständiger Ruhe befinden und doch aus Urmeristem bestehen (Winterknospen, Embryonen von Moosen, Orobanchen u. dgl.).

Wir sehen also, dass Wachsthum ohne Meristembildung stattfindet und

dass das Urmeristem seinerseits nicht zu wachsen braucht, ohne deshalb seine sonstigen Charaktere einzubüssen. Ja es kann der Fall eintreten, dass der aus Urmeristem bestehende Vegetationspunkt eines Stammes oder einer Wurzel u. dgl. sich in vollkommen unveränderlicher Ruhe befindet, während die weiter rückwärts liegenden Gewebetheile im lebhaftesten Wachsthum begriffen sind. Die unterirdisch überwinternden Equisetumknospen haben sämmtliche Internodien und Blattquirle angelegt; wenn sie im zeitigen Frühjahr von 1—2 cm Länge sich auf 50—100 cm strecken, so ist dabei das Urmeristem des Vegetationspunktes nachweislich nicht betheiligt, wie aus dem Fortbestehen der Gipfelknospe ohne Wachsthum derselben sofort erhellt. Aehnlich ist es bei dem Austreiben aller Winterknospen, welche Sprosse mit einer bestimmten Zahl von Blättern produziren (Aesculus u. a.). Wenn eine Wurzel neu angelegt wird im Gewebe eines Mutterorgans, so wächst natürlich auch der Vegetationspunkt derselben, oder besser, er bildet sich erst; es ist auch wahrscheinlich, dass am Scheitel der jungen Wurzel während einiger Zeit Volumenzunahme mit entsprechenden Theilungen fortschreitet, ja es ist möglich, dass dies während des folgenden Längenwachsthums andauert; allein das Letztere ist für keinen einzigen Fall bewiesen, während es recht wohl denkbar ist, dass das Wachsthum und die Zelltheilung am Scheitel frühzeitig aufhören, ohne dass dadurch die Verlängerung der Wurzel sistirt würde. Wenn man in der etwa 0,1—0,3 mm langen Scheitelregion einer jungen vielleicht 5 mm langen Wurzel eine bestimmte Zellenordnung findet und diese in einer 20 cm langen Wurzel genau wiederfindet, so beweist das gar nicht, dass während dieser bedeutenden Verlängerung der Wurzel der Vegetationspunkt beständig mitgewachsen sei und beständig nach derselben Regel neue Zellwände gebildet habe, sondern es kann die identische Konfiguration des Vegetationspunktes einer jungen kurzen und einer alten langen Wurzel einfach darauf beruhen, dass der Vegetationspunkt selbst überhaupt nicht gewachsen und seine Konfiguration überhaupt unbeweglich geblieben ist. Dass das schnellste Wachsthum der Wurzeln 2—5 mm hinter der Spitze liegt und nach dieser hin rasch abnimmt, habe ich früher festgestellt und die Messungen beweisen jedenfalls für unsere heutige Frage so viel, dass die Verlängerung des Vegetationspunktes selbst zum Längenwachsthum des Ganzen nur ausserordentlich wenig beiträgt. Ich behaupte natürlich nicht, dass die Vegetationspunkte sich streckender Organe nicht wachsen und keine Zelltheilungen mehr erfahren, sondern nur, dass dies in gewissen Fällen unwahrscheinlich und nicht bewiesen ist, und dass man aus dem Bild des Urmeristems im Vegetationspunkt allein nicht schliessen kann, ob derselbe im Wachsthum begriffen ist. Die Frage, ob Wachsthum stattfindet, kann am Vegetationspunkt ebenso wie an andern Theilen nur durch vergleichende Messung früherer und späterer Zustände entschieden werden, sei es dass die Messung nur mit dem Augenmass oder mit dem Massstab vorgenommen oder auf Betrachtungen anderer

Art gegründet wird. Wie Letzteres geschehen kann, zeigen uns z. B. die überwinternden Equisetumknospen. Bildet eine solche im Herbst z. B. 50 Blattquirle, so ist es gewiss, dass zu diesem Zweck aus der Scheitelzelle $3 \cdot 50 = 150$ Segmente entstehen müssen. Hat man im Herbst eine Knospe vor sich, die erst 20 Blattquirle besitzt, so haben sich aus der Scheitelzelle erst 60 Segmente gebildet und man hat die grosse Wahrscheinlichkeit, dass noch 90 Segmente gebildet werden können; man hat also hier einen Vegetationspunkt und speziell eine Scheitelzelle in voller Thätigkeit vor sich. Das fortdauernde Wachsthum der Scheitelzelle während dieses Zeitraums schliessen wir aus dem Umstand, dass sie immer wieder in gleicher Grösse vorhanden ist, obgleich sie nach und nach 100—150 Segmente bildet. Das stattfindende Wachsthum der Scheitelregion schliessen wir also in diesem Falle nicht allein aus der Konfiguration des Vegetationspunkts, sondern aus Mitberücksichtigung der vorausgehenden und später zu erwartenden Wachsthumsvorgänge. Sind die letzten drei Segmente gebildet, so können diese einen Blattquirl bilden, aber es ist nicht bewiesen, dass sie es immer thun, und wenn sie es einmal nicht thäten, so würde man am Scheitel eine Scheitelzelle und einige Segmente in typischer Lagerung vorfinden, obgleich das Wachsthum bereits aufgehört hat.

Ich glaubte diese so nahe liegende Betrachtung hier nicht unterdrücken zu sollen, weil ich es nicht für unwahrscheinlich halte, dass manche der von den Autoren abgebildeten Vegetationspunkte (zumal mancher Wurzeln) überhaupt nicht mehr im Wachsthum mit Zelltheilung im Scheitel begriffen waren; dass vielleicht manche Längsschnitte Zellnetze zeigen, die sich überhaupt nicht mehr verändern oder regeneriren. Es ist denkbar, dass die Zellwände im Scheitelraum einer 50—60 mm langen Wurzel noch ganz dieselben sind, welche man in den 5—6 mm langen würde angetroffen haben, dass mit einem Wort der so charakteristisch gefächerte Scheitelraum des Vegetationspunktes vielleicht schon an ganz jungen Wurzeln seine Zellbildung einstellt, während eine dauernde und sehr beträchtliche Verlängerung der Wurzel durch sogenanntes intercalares Wachsthum, vermittelt durch Zelltheilungen unterhalb der Scheitelregion, stattfindet. Ich behaupte nicht, dass dies so ist, sondern nur, dass es so sein kann, und dass man aus der Konfiguration der Scheitelregion allein darüber nicht entscheiden kann.

Die hier angeregten Zweifel sind nur dann möglich, wenn es sich um einen Vegetationspunkt handelt, der, während das Organ in die Länge wächst, seinen Umriss nicht verändert und immer dieselbe innere Struktur zeigt. Ganz anders ist die Sache, wenn ein aus Urmeristem bestehendes Gebilde seinen äusseren Umriss nach Gestalt und Grösse durch Wachsthum verändert; in diesem Falle wird man durch Beobachtung verschiedener Alterszustände immer sofort einen Einblick in die stattfindenden Wachsthums-

prozesse gewinnen können, da diese sich aus dem veränderten Bild des Zellhautnetzes ergeben.

Es wurde in der Einleitung hervorgehoben, es sei eine Eigenthümlichkeit des Urmeristems, dass es als Ganzes wachse, dass die Selbständigkeit der einzelnen Zellen dem Gesammtwachsthum des ganzen Komplexes völlig untergeordnet ist; aus dieser Eigenthümlichkeit erklärt sich, dass die ursprünglich nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung entstandenen Zellwände ihre rechtwinkelige Schneidung sehr oft auch dann beibehalten, wenn der ganze Zellkomplex seine äussere Form ändert. Geschieht dies, so müssen die vor dem Wachsthum entstandenen Zellwände nicht nur ihre Dimensionen, sondern auch ihre Krümmungen nach Massgabe der Formänderung des Gesammtumrisses ändern. Es leuchtet ein, dass man, gestützt auf dieses Prinzip, im Voraus bestimmen kann, wie in der Hauptsache das Zellwandnetz gestaltet sein wird, wenn man den Gesammtumriss eines späteren Entwickelungszustandes und eines früheren kennt. Wäre z. B. die linke Figur in unserer Fig. 106 der frühere Entwickelungszustand eines Gebildes, welches im Längsschnitt parallele, oben gewölbte, übrigens gerade Umrisslinien und ausserdem einige gerade Quer- und Längswände erkennen lässt, und wäre ferner die rechts stehende Figur ein gleichartig orientirter Schnitt eines späteren Entwickelungszustandes desselben Gebildes, so würde man nach dem im § 3 Gesagten die Theilungswände ihrer Form, Grösse und Vertheilung nach in den Umriss so eintragen müssen, wie es hier geschehen ist. Es wurde nämlich angenommen, dass sich der Theil der linken Figur, welcher oberhalb der zweitunteren Querwand liegt, zu einer Ellipse umgestaltet, und zwar durch symmetrisch um die Längsachse geordnetes Wachsthum. In diesem Falle bleibt die Flucht der ursprünglichen Längswände gerade wie vorher; es wurde ferner angenommen, dass die fünfte Querwand von unten in die Richtung der kleinen Achse der Ellipse zu liegen kommt; daher bleibt diese Wand ebenfalls gerade und erscheint in der elliptischen Figur als Horizontalwand *R R*. Dann aber müssen die von oben erste, dritte und vierte Querwand nunmehr als hyperbolische Anticlinen *A A A* eingetragen werden, von denen die unterste einen der früher erwähnten Hypophyse *h h* entsprechenden Raum überwölbt. Da bei der elliptischen Ver-

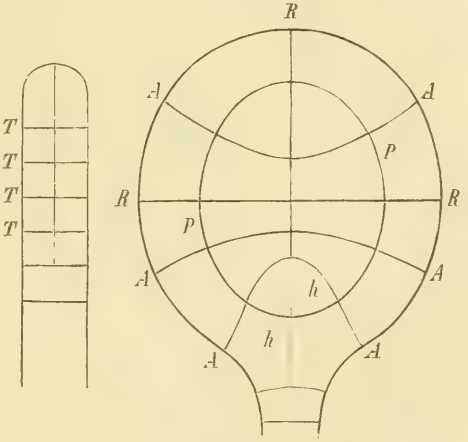


Fig. 106.

breiterung der linken Figur die mittleren Zellen ein beträchtliches Querwachsthum erfahren, wurde den natürlichen Vorkommnissen entsprechend angenommen, dass dadurch eine entsprechende Theilung hervorgerufen worden sei; diese verläuft nun in der mit dem Umfang konfokalen Ellipse $P\ P$. — Hätte nun die linke Figur, bevor sie durch Wachsthum die Form der rechten annahm, gar keine Theilungswände besessen, würden solche erst nach dem Wachsthume sich eingestellt haben, so würden sie, nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung doch dieselben Dimensionen und Krümmungen annehmen müssen, wie im vorigen Fall. — In der Natur gestalten sich die Verhältnisse allerdings gewöhnlich komplizirter, als in unserem Schema, zumal dadurch, dass die Theilungen nicht vor oder nach dem Wachsthum, sondern während desselben eintreten. Indessen lassen sich Beispiele anführen, welche unserem Schema hinlänglich entsprechen, so z. B. die Entwickelung der Brutknospen von Lunularia (Zeitschrift von Nägeli und Schleiden 1845, Taf. III, nach Nägeli) und Marchantia; etwas weiter abliegende Analogien bieten die in unseren Figuren 102 und 103 abgebildeten Objekte.

Die Vergleichung der Konstruktionslinien der beiden Entwickelungszustände in Fig. 106 würde dazu benutzt werden können, die Vertheilung des Wachsthums in dem Zellkomplex zu beurtheilen; wir würden von jeder Zellwand angeben können, um wie viel sie gewachsen ist, wie ihr Wachsthum zu dem der anderen Wände sich verhalten hat. Von allgemeinerem Interesse wäre in dieser Beziehung der Fall, dass aus einem bekannten Entwickelungszustande einer in sich gleichartigen Zellengruppe sich ein Gebilde entwickelt, welches zum Theil konfokale, zum Theil nicht konfokale Struktur zeigt, wie es in Fig. 107 angenommen wurde. Die untere Figur, ein aus 36 kleinen, unter sich gleichen Quadraten bestehendes Quadrat, solle den Durchschnitt einer Zellgruppe darstellen, welche in Folge späteren Wachsthums die Form der oberen Figur annimmt. Es wurde bei der Konstruktion vorausgesetzt, dass die vertikale Linie $i\ r$ die Wachsthumsachse bilden soll, dass ebenso die horizontale Linie $q\ q$ die Grenze zweier Gewebemassen darstelle, von denen die untere konfokale, die obere koaxiale Periclinen, beide mit entsprechenden Anticlinen zeigen soll, wie es in der oberen Figur angegeben ist. Der Durchschnittspunkt S wird somit zum Scheitelpunkt des konfokalen Theils. Die obere Figur hat eine gewisse Aehnlichkeit mit einer gewöhnlichen Wurzelspitze; ihr konfokaler Theil würde der Scheitelregion des Wurzelkörpers, ihr nicht konfokaler oberer Theil der Haube entsprechen. Indessen würde die Entstehung einer jüngsten Wurzelanlage aus einem etwa der unteren Figur entsprechenden Zellkomplex doch viel komplizirter ausfallen. Unser Schema ist also ein ganz willkürliches. Es zeigt aber, dass unter den vorausgesetzen Modalitäten des Wachsthums mit Konservirung der rechtwinkeligen Schneidung aller Zellwände eine gewisse Einsicht in die Ver-

theilung des Wachsthums im Zellkomplex gewonnen werden kann. Weil nämlich der untere Theil der oberen Figur $qSqyiy$ konfokal gebaut ist, so muss das Wachsthum der anticlinen Wände um so stärker gewesen sein, je mehr sie durch das Gesammtwachsthum gegen die Achse iv geneigt und vom Focus weggeschoben wurden, d. h. es muss

$$\begin{aligned} a &< \alpha < \varkappa \\ b &< \beta < \lambda \\ c &< \gamma < \mu \end{aligned}$$

sein. Dagegen folgt aus der Annahme, dass der obere Theil der oberen Figur, nämlich $qSqxcx$ so gewachsen ist, dass seine Periclinen Parabeln

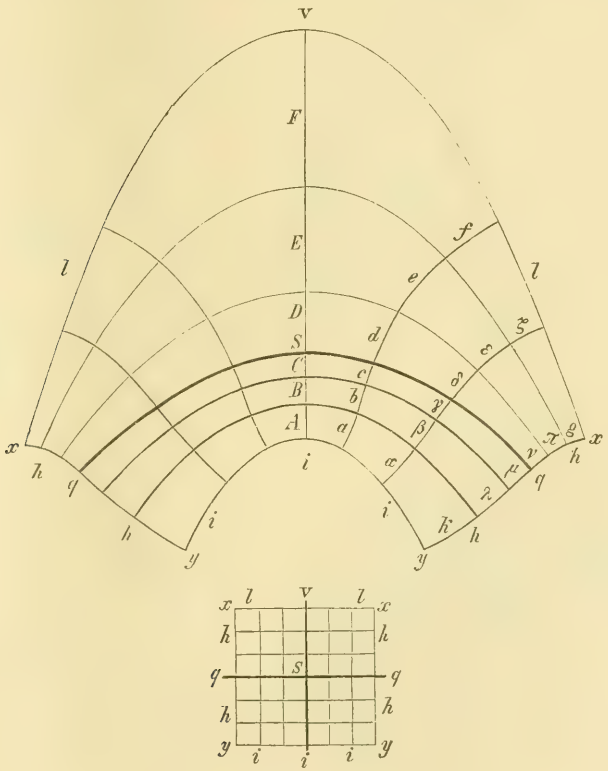


Fig. 107.

darstellen, welche nur die Achse gemeinsam haben, deren resp. Brennpunkte aber auf der Achse sprungweise hinaufgerückt sind, dass hier die rechtwinkelig schneidenden anticlinen Wände um so weniger gewachsen sind, je mehr sie sich von der Wachsthumsachse iv und dem Scheitel S entfernt haben; denn es ist nothwendig

$$d > \delta > \nu$$
$$c > \varepsilon > \pi$$
$$f > \zeta > \varrho.$$

Wollten wir nun annehmen, die quadratische Zellgruppe, welche das erste Entwickelungsstadium unseres Schemas darstellt, habe anfangs nur aus vier Zellen (begrenzt durch die dicken Striche rSi, qSq) bestanden, die Gruppe habe aber durch Wachsthum den Umriss der oberen Figur angenommen, unter denselben Forderungen wie vorhin, so hätten die übrigen Wände während oder nach dem Wachsthum entstehen können, und zwar, wenn das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung gilt, ganz mit denselben Krümmungen wie die obere Figur sie zeigt.

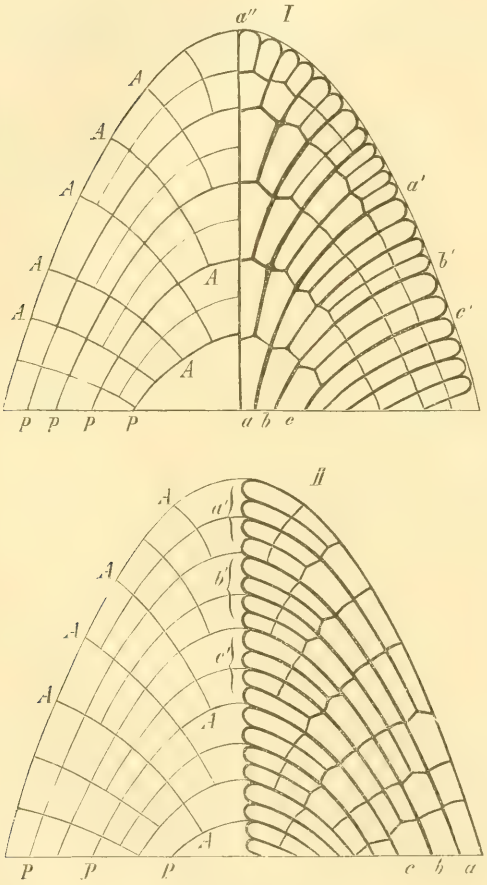


Fig. 108.

Denkt man sich den medianen Längsschnitt eines Vegetationspunktes etwa von parabolischem Umriss und es werde die Forderung gestellt, man solle in diesen Umriss ein Zellnetz nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung eintragen, so kann dies in verschiedener Weise geschehen; jedenfalls so, dass die Periclinen und Anticlinen konfokale Parabeln sind, aber auch so, dass die Periclinen Parabeln darstellen, welche mit dem Umriss nur die Achse gemein haben und dem entsprechende Anticlinen besitzen, wie etwa in unserer Fig. 11, Taf. IX, wo der Wurzelkörper nach der erstgenannten, die Haube nach der zweiten Art gebaut ist. Mit anderen Worten, Vegetationspunkte von ganz identischem Umrisse können konfokal gebaut sein, oder koaxiale Periclinen mit entsprechenden Anticlinen besitzen. Da das Eine oder das Andere aber von der inneren Vertheilung des Wachsthums

abhängt, so folgt, dass bei identischem Umrisse doch die Vertheilung des Wachsthums im Innern verschieden sein kann.

Im Gegensatz dazu ist aber auch der Fall denkbar, dass bei ganzgleichartiger Vertheilung des Wachsthum im Innern zweier Vegetationspunkte von identischer Form, doch für das Auge auffallend verschiedene Bilder des Zellhautnetzes entstehen, wie die Vergleichung von Fig. I und II in Fig. 108 sofort zeigt. Die Umrisse beider Figuren sind identisch, Parabeln von demselben Parameter; die innere Konstruktion, wie die linken Hälften zeigen, so gewählt, dass die Periclinen Parabeln von demselben Parameter darstellen, die aber auf der Achse hingeschoben sind; dem entsprechend sind die orthogonal trajektorischen Anticlinen gegen die Achse und den Scheitel konvex aufwärts gekrümmt. Die rechten Hälften beider Figuren geben nur deshalb verschiedene Bilder, weil bei I die anticlinen, bei II die periclinen Zellwände kontinuirlich und ungebrochen verlaufen, und so der Eindruck entsteht, als ob bei I gegliederte Fäden von der Achse aus nach aussen, bei II aber gegliederte Fäden von der Peripherie nach der Achse hin verliefen. Es ist für das Zustandekommen derartiger Bilder nicht nöthig, dass wirklich gekrümmte Fäden vorhanden sind, der entsprechende Eindruck kann auch durch gewöhnliches Gewebe hervorgerufen werden. So entspricht z. B. dem Schema I der Radialschnitt durch die Thallusscheibe von Lithophyllum (Rosanoff, Melobesiaceen Taf. V), welches aus gewöhnlichem Gewebe besteht, und andererseits II dem Längsschnitt durch Thalluszweige von Cladonia und Stereocaulon (nach Nägeli's Beiträge z. wiss. Botanik II, Taf. VII), welche aus gegliederten Fäden bestehen.

§ 5. Verschiedene Struktur der Vegetationspunkte.

Ich habe nicht vor, dieses Thema hier irgend wie erschöpfend zu behandeln, schon deshalb nicht, weil das vorliegende Beobachtungsmaterial dazu nicht ausreicht. Nur auf einige wichtigere Punkte wünsche ich aufmerksam zu machen, indem ich zugleich noch die Betrachtung der Scheitelzelle auf den folgenden Paragraphen verschiebe.

Dass der Vegetationspunkt einen mehr oder minder weit vorspringenden Kegel bilden, flach oder selbst eingesenkt sein kann (Taf. IX, Fig. 1, 4, 5, 7), ist bekannt; ebenso, dass ein anfänglich vorspringender Vegetationspunkt bei weiterem Wachsthum flach werden oder sich einsenken kann. Bei den vorspringenden, kegelförmigen ist der Verlauf der Konstruktionslinien (Anticlinen und Periclinen) meist deutlich zu erkennen; nicht so bei den flachen und eingesenkten. Ich zweifle aber nicht, dass bei fortgesetzter Beobachtung in dieser Richtung mehr und Besseres zu sehen sein wird, als man bisher gesehen hat; von besonderem Interesse aber wäre zu wissen, wie der Verlauf der Konstruktionslinien sich ändert, wenn ein

Vegetationspunkt die genannten Veränderungen erfährt, wie es z. B. bei Farnprothallien und bei phanerogamen Stammscheiteln geschieht, welche zur Bildung flacher Blüthenböden oder gar unterständiger Fruchtknoten sich anschicken. Rein theoretische Konstruktionen lassen sich zwar in mannigfaltiger Form ausführen, sie würden aber über die in der Natur wirklich vorkommenden Fälle keine genügende Auskunft geben.

Während die Mehrzahl der Vegetationspunkte konfokale Periclinen und Anticlinen erkennen lässt, finden sich, wie bereits erwähnt, auch solche mit nur koaxialen Periclinen und entsprechenden Anticlinen. Es wurde bereits angeführt, dass viele Wurzelhauben diese Struktur zeigen (wohl alle, die sich aus Kappen einer Scheitelzelle bilden), dass ferner Strassburger's Figuren auf derartigen Kurvenverlauf in den jüngsten Blüthenanlagen bei Ephedra hinweisen, dass Radialschnitte bei Melobesiaceen nach Rosanoff und Längsschnitte bei manchen Flechtenzweigen (hier bei fädiger Struktur) sich ähnlich verhalten.

Wenn sich aus einem konfokal gebauten Vegetationspunkt ein neuer, seitlicher Vegetationspunkt als anfangs schwach prominirende Protuberanz hervordrängt, so wölbt sich am stärksten die Aussenwand, nach innen abnehmend aber auch die periclinen Wände des primären Vegetationskegels hervor; dementsprechend erfahren nun auch die anticlinen Wandstücke an dieser Stelle eine Veränderung ihres Verlaufs, um die rechtwinkelige Schneidung beizubehalten; sie biegen sich so auswärts, dass sie innerhalb der neuen Protuberanz nach dem Scheitel derselben hin konvex werden; der noch schwach ausgewölbte, sich neu konstituirende sekundäre Vegetationspunkt zeigt daher einen nicht konfokalen Bau, der aber später, mit fortschreitendem Wachsthum wieder in den normalen konfokalen übergehen kann. So ist es z. B. bei der ersten Anlage neuer Blätter von Phanerogamen nach Abbildungen Anderer[1]) und gelegentlichen eigenen Beobachtungen, aber viel auffallender bei der Anlage seitlicher Lappen von Farnblättern wofür unsere Fig. 110 (weiter unten) als Beispiel dienen mag; nicht minder lehrreich sind in dieser Beziehung Hanstein's[2]) Abbildungen von jungen sich verzweigenden Blattspreiten bei Marsilia, Sadebeck's[3]) von anderen Farnblättern, sowie Strassburger's von Azolla[4]). Besitzt in diesen Fällen der primäre Vegetationspunkt des Blattes eine Scheitelzelle, so fehlt eine solche dem aus ihm hervorwachsenden Seitenlappen von vornherein, weil seine Bildung durch Vorwölbung einer Zellgruppe, nicht einer einzelnen Zelle eingeleitet wird. — Auch bei sehr jungen Wurzelanlagen

1) Warming, Rech. sur la ramific. des Phanerog. Taf. I, Fig. 5 *b* und *f*.

2) Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot. IV. Taf. XIV, Fig. 10 *b* und 11.

3) Sadebeck, Verhandl. des bot. Vereins f. Brandenburg 1873, Taf. III, Fig. 3, 5, 6.

4) Strassburger, Azolla Taf. II, Fig. 30, 32.

bedingt es die Art ihrer Enstehung aus dem Pericambium, dass sie nicht sogleich die spätere konfokale Anordnung ihrer Wandzüge zeigen können, dass sich dieselbe vielmehr aus ihrer ursprünglich nicht konfokalen Anordnung entwickelt, die aber in der Wurzelhaube meist erhalten bleibt [1]).

Bei kegelförmigen oder doch ausgewölbten Vegetationspunkten mit deutlich erkennbaren konfokalen Periclinen und Anticlinen erkennt man in der den Focus derselben umgebenden Gegend des Urmeristems eine ungeordnet erscheinende Gruppe von Zellen, welche ich als die Fokalgruppe bezeichnen will. Erst in einiger Entfernung vom Focus, also in der Umgebung der Fokalgruppe, tritt der gesetzmässige Verlauf der Periclinen und Anticlinen deutlich hervor. Man vergleiche in dieser Beziehung Hanstein: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phan. Taf. I, Fig. 1 und 2; ferner Warming l. c. Taf. I Fig. 3, 5, 20; Strassburger, Koniferen und Gnetaceen, Taf. XXIII, Fig. 13. Dass eine derartige Fokalgruppe sich bemerklich macht, beruht nun einfach darauf, dass in der nächsten Umgebung des Focus die stärksten Krümmungen der Anti- und Periclinen liegen, deren glatter Verlauf hier sofort erheblich gestört erscheint, wenn auch nur ganz geringe Brechungen oder Unregelmässigkeiten der Zellwände vorhanden sind; diese Störung aber bewirkt den Anschein einer unregelmässigen Anordnung der Zellen, wie man sich leicht überzeugt, wenn man unsere Figuren 1, 7, 8, 11, Taf. IX betrachtet und die den Focus umlaufenden Kurventheile in gebrochene Linien umsetzt. Unregelmässigkeiten von viel beträchtlicherem Werth brauchen dagegen die Konstruktionslinien entfernter vom Focus nicht zu verwischen. — Selbstverständlich kann eine Fokalgruppe überhaupt nur da vorkommen, wo der Focus selbst in das Gewebe fällt; wie Fig. 5 (Taf. IX) zeigt, kann er bei tief eingesenkten Vegetationspunkten auch ausserhalb des Gewebes fallen, womit die Fokalgruppe wegfällt. Wo eine Scheitelzelle in bisher üblichem Sinne des Wortes vorkommt, nimmt diese gewissermassen den Raum der Fokalgruppe ein; indem die Scheitelzelle meiner Auffassung nach eine Lücke im Konstruktionssystem der Zellwände ist, stellt sie denjenigen Raum im Vegetationspunkt dar, den die vervollständigten Konstruktionslinien mit den stärksten Krümmungen umlaufen würden; gerade diese Theile fehlen hier; man könnte also sagen, die Scheitelzelle entsteht durch Wegfall der Fokalgruppe und (müsste hinzugesetzt werden) der sie überwölbenden Theile der Anti- und Periclinen.

Zu einigen weiteren Bemerkungen geben die sehr verschieden gebauten Vegetationspunkte der Wurzeln Anlass, wobei ich mich neben

---

1) Vergl. Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln Taf. XX, Fig. 9, 10. — Janczewski, Ann. des sc. nat. T. 20. Taf. 17, Fig. 1, 2, 8. Taf. 18.

eigenen Beobachtungen auf die Abbildungen von Janczewski (Ann. des sc. nat. 5. série. T. XX. Taf. 13—20); Strassburger (Konif. und Gnet. Taf. XXIV, XXV); Erikson, Om meristemet i dicot. växters sötter. Lund 1877); De Bary (Vergl. Anatomie); Bruchmann (Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von Lycop. und Isoetes. Jena 1874); Reinke, Morphol. Abhandl. 1873. Th. I, II und in Hanstein's bot. Abhandl. 1871. Th. I, II; Fleischer in Flora 1874. No. 24 ff.; Holle, Bot. Zeitg. 1876. No. 16, 17 und 1877, No. 34 stütze.

Ohne der von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehenden Eintheilung in Wurzeln mit Scheitelzelle und solche ohne diese, ferner der Eintheilung der letzteren in gymnosperme und angiosperme und dieser letzteren wieder (nach Janczewski) in vier Typen irgend wie nahe treten zu wollen, möchte ich zunächst eine Haupteintheilung in zwei Typen hervorheben, welche meiner Betrachtungsweise entspringt und sich auf den Verlauf der Peri- und Anticlinen gründet. Der eine Typus ist dadurch charakterisirt, dass Wurzelkörper und Wurzelhaube überhaupt scharf von einander abgegrenzt sind, während bei dem anderen Typus eine solche scharfe Grenze wenigstens am Scheitel fehlt.

Zu dem ersten Typus gehören die Wurzeln der Equiseten und Farne mit Scheitelzelle, deren Wurzelhaube aus Quersegmenten (Kappen) der letzteren entsteht, und ausserdem die der Lykopodien, Isoeten, meisten Monokotylen und vieler Dikotylen (z. B. Raphanus, Plantago, Coleus, Menyanthes, Epilobium, Stephanotis, Hoja, Villarsia, Convolvulus, Banksia, Helianthus). Die scharfe Abgrenzung von Wurzelkörper und -Haube geht hier überall Hand in Hand[1]) mit der Erscheinung, dass die Konstruktionslinien des Wurzelkörpers konfokal, die der Haube nicht konfokal verlaufen, wie in Fig. 11 und 12, Taf. IX. Die Scheitelfläche bildet die Grenze zwischen beiden Konstruktionssystemen (vergl. auch Fig. 107).

Zu dem zweiten Typus gehören die Wurzeln der Gymnospermen und mancher Dikotylen, wie Robinia, Pisum, Vicia, Mimosa, Lupinus, Aralia, Lavatera, Acer, Ranunculus. Bei diesen ist eine scharfe Grenze zwischen Wurzelkörper und -Haube nicht zu erkennen; Hand in Hand damit geht die Wahrnehmung, dass die konfokale Struktur des Wurzelkörpers sich in die der Haube entweder direkt fortsetzt oder doch ganz allmählich in eine

[1]) Es ist für meinen Zweck einstweilen gleichgiltig, ob die Grenze an der Oberfläche des sogenannten Dermatogens liegt und daher ein besonderes „Calyptrogen" vorhanden ist (Monokotylen), oder ob die Haubenkappen durch Spaltungen des „Dermatogens" entstehen (Helianthus) oder ob andere Verhältnisse obwalten. Die Art, wie die sogenannten Histogene sich bei verschiedenem Kurvenverlauf im Vegetationspunkt verhalten, ist aber sehr verschieden und richtet sich nach dem Verlauf der Konstruktionslinien.

nur koaxiale der Haube übergeht. Die Uebergangsform zwischen dem ersten und zweiten Typus bilden die Gymnospermen. Bei Thuja, Ceratozamia und Juniperus (den beststudirten Gymnospermen) ist der Uebergang vom konfokalen Bau des Wurzelkörpers in den koaxialen der äussersten, ältesten Haubenkappen ein sehr regelmässiger und zugleich umfasst dieses Verhalten den ganzen Umfang des Vegetationskegels. Bei den oben genannten Papilionaceen dagegen verlaufen die Periclinen und Anticlinen bis in die Nähe des Scheitels so, als ob sie hier einen Focus umlaufen wollten[1]); dies geschieht jedoch nicht, die Periclinen biegen vielmehr so um, dass sie der Längsachse mehr oder weniger parallel werden, woraus ohne Weiteres folgt, dass die Anticlinen als Querlinien auftreten; es entsteht eine mehr oder minder geradreihige Anordnung der Zellen, welche den Eindruck einer Cambialzone (ähnlich dem Korkcambium) hervorruft. Weiter gegen die Spitze der Haube hin können die am Scheitel geradlinig axiparallelen Periclinen ein wenig divergiren.

Man könnte von den beiden hier aufgestellten Haupttypen nach dem Gesagten den erstern als den mit geschlossenem, den zweiten als den mit offenem Scheitel bezeichnen. Bei geschlossenem Scheitel bildet die junge Epidermis (Dermatogen) die Grenze zwischen Körper und Haube, sie läuft als geschlossene Schicht über den Scheitel; bei offenem Scheitel ist die junge Epidermis nur bis zu einiger Entfernung vom Scheitel vorhanden, sie überwölbt ihn nicht. Der Pleromstrang kann bei offenem Scheitel ebenfalls offen sein, wie bei Acer, Ranunculus, Vicia, oder er ist geschlossen, wie bei Lupinus, Mimosa, Aralia, Robinia (nach Eriksson's Figuren).

Die hier gegebene Eintheilung wird zeigen, dass es zweckmässig wäre, späterhin bei der Beschreibung der Wurzelvegetationspunkte nicht bloss die bisher allein beachtete Differenzirung der Histogene im Auge zu behalten. Diese letztere ist offenbar eine Thatsache von sekundärer Bedeutung gegenüber dem Verlauf der Periclinen und Anticlinen, nach welchem sich ganz offenbar die Differenzirung der Histogene im Vegetationspunkt richtet. Der Verlauf der Konstruktionslinien in einem Vegetationspunkt ist der Ausdruck der inneren Wachsthumsvorgänge, der Vertheilung des Wachsthums innerhalb des in toto wachsenden Urmeristems. Die Erfahrung zeigt, dass die Differenzirung der Histogene von dem Verlauf der Konstruktionskurven abhängt, also eine Erscheinung von sekundärer Bedeutung ist.

Noch eine weitere Bemerkung betreffs der Wurzelvegetationspunkte mag hier schliesslich Raum finden; sie betrifft nur den Wurzelkörper, nicht die Haube. Es scheint, dass das Ende des Pleromstranges der nicht mit Scheitelzelle wachsenden Wurzeln immer den Focus der Konstruktionslinien in sich

1) Nach Holle geschieht dies bei ruhenden Embryonen wirklich; das hier angedeutete Verhalten kommt erst bei dem Auswachsen der Wurzel zu Stande.

aufnimmt, wenn diese nämlich den Focus wirklich umlaufen, was ja bei offenem Vegetationspunkt nicht der Fall zu sein braucht; mit anderen Worten, der Pleromstrang wird von einer der inneren Periclinen vollständig begrenzt. Sehr häufig macht nun diese Pericline (dem Pericambium entsprechend) den Eindruck einer Parabel von kleinem Parameter, und man dürfte demnach erwarten, dass auch der Umriss des Vegetationspunktes ein parabolischer (mit grösserem Parameter) sein werde. Vergleicht man nun aber das geometrisch konstruirte Bild eines parabolischen Vegetationspunktes (etwa unsere Fig. 1 oder 11 Taf. IX, X) mit den natürlichen Objekten, so findet man sehr häufig einen auffallenden Unterschied darin, dass bei diesen der im Plerom liegende Focus viel zu nahe an den Scheitel des Vegetationspunktes hingerückt ist, oder mit anderen Worten, die Periclinen der Rinde divergiren vom Scheitel aus viel stärker, als es bei parabolischer Struktur möglich wäre, die Konstruktionslinien derselben sind eben keine Parabeln, sondern Kurven von anderer analytischer Formel[1]), was dann natürlich auch von ihren Orthogonaltrajektorien, den Anticlinen, gilt. Hierher gehören z. B. die Mehrzahl der von Janczewski und Eriksson abgebildeten Wurzeln, z. B. Raphanus, Plantago, Coleus, Menyanthes u. a., aber auch, wie es scheint, manche mit Scheitelzellen versehene Wurzeln, wie von Pteris hastata, Polypodium dimorphum, Blechnum occidentale u. a. (Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln Taf. XV). In derartigen Fällen dürfte man nun eigentlich nicht mehr von konfokalem Verlauf der Peri- und Anticlinen reden, da der Ausdruck konfokal nur bei Kegelschnitten von den Mathematikern verwendet wird; doch wird es, wie ich glaube, dem hier sich geltend machenden Bedürfniss nach einer möglichst einfachen Nomenklatur entsprechen, wenn man den Ausdruck „konfokale" Struktur auch dann noch beibehält, wenn der Längsschnitt des Vegetationspunktes den eigentlich konfokalen Bau nicht mehr zeigt, aber so beschaffen ist, dass seine Struktur als eine einfache Verschiebung konfokaler Kurven durch Wachsthum betrachtet werden kann, wie es z. B. bei Fig. 8 Taf. X der Fall ist. Dagegen giebt es auch seltenere Fälle, wo die Fokalgruppe im Vegetationspunkt der Wurzel hinreichend tief unter dem Scheitel gelagert ist, um dem Bilde eines konfokalen parabolischen Konstruktionssystems zu entsprechen; so z. B. bei Pistia (nach Janczewski und de Bary), bei Lycopodium (nach Strassburger), Isoëtes (nach Bruchmann). Dieser Fall ist, soweit die Beobachtungen vorliegen, bei den Vegetationspunkten der Stämme der gewöhnliche, die Fokalgruppe liegt, wie es die parabolische Form der Peri- und Anticlinen verlangt, um so tiefer unter dem Scheitel, je flacher dieser ist. Doch kommt es auch

[1]) Dies leuchtet sofort in solchen Fällen ein, wo der Scheitel eingesenkt ist, wie in unserer Fig. 8 Taf. X, was bei dickeren Wurzeln so häufig vorkommt; vergl. Janczewski l. c. und mein Lehrbuch IV. Aufl. p. 166.

vor, dass Stammvegetationspunkte sich wie die zuerstgenannten Wurzeln verhalten; ein ausgezeichnetes Beispiel dieser Art bildet Strassburger (Konif. und Gnet. Taf. XXV, 29) ab.

Den Gegensatz zu den Vegetationspunkten, deren Focus sehr nahe an den Scheitel gerückt ist, bei denen also die Periclinen vom Scheitel aus sehr rasch divergiren, finden wir bei solchen Wurzeln, deren Scheitel und Pleromstrang offen ist, weil die Periclinen am Ende der Wurzel parallel werden oder gar aufwärts zu divergiren beginnen (Papilionaceen).

Gerade diese Betrachtungen zeigen sehr deutlich, dass die Form der Konstruktionslinien der Vegetationspunkte und dementsprechend die innere Vertheilung des Wachsthums sehr verschieden sein kann, was ich hier deshalb nochmals hervorhebe, damit nicht der Irrthum entsteht, als ob ich die Konstruktionslinien immer für Kegelschnitte hielte; dass ich solche meinen Betrachtungen zu Grunde legte, geschah, um es zu wiederholen, nur deshalb, weil sie das bequemste Mittel zur geometrisch genauen Konstruktion von Zellhautnetzen mit rechtwinkeliger Schneidung darbieten. Dass diese letztere auch in den Fällen stattfindet, wo die Anti- und Periclinen Kurven von ganz unbekannter Natur sind, dürfen wir der Analogie wegen annehmen, und der Analogieschluss wird durch den Augenschein, soweit dieser überhaupt Aufschluss geben kann, unterstützt. Wäre die rechtwinkelige Schneidung der Zellwände nicht das Prinzip, so wäre nicht einzusehen, warum bei Wurzeln mit offenem Scheitel die Wände gerade so verlaufen, wie sie verlaufen, und nicht in jeder beliebigen Richtung.

§ 6. Scheitelzellen und Randzellen.

Wenn man in der § 2 beschriebenen Weise bekannte Zellhautnetze mit Hilfe von Parabelmodellen konstruirt, so bemerkt man, dass bei sonst ganz gleicher Konstruktion Scheitelzellen erhalten werden oder nicht, je nachdem man die Konstruktionslinien in der nächsten Umgebung des Focus (an der Stelle, wo die Fokalgruppe liegen sollte) unterbricht oder auszieht. So unterscheidet sich z. B. Fig. 2 und Fig. 6 von Fig. 1 und Fig. 5 (Taf. IX) nur dadurch, dass bei diesen die Konstruktionslinien vollständig durch Zellwände vertreten sind, während sie bei jenen nur bis in die Nähe des Scheitels fortgeführt sind, ohne den Focus zu umlaufen.

Ich habe, auf diese einfache Betrachtung gestützt, schon in meiner vorläufigen Mittheilung die Ansicht ausgesprochen, die Scheitelzelle sei eine Lücke im Konstruktionssystem der Zellwände des Vegetationspunktes, eine Lücke, welche, indem sie sich durch das Wachsthum der sie umschliessenden Wände vergrössert, immer wieder auf ein gewisses Maass zurückgeführt wird dadurch, dass Schritt für Schritt neue Wände, als Bruchstücke der Konstruktionslinien eingeschaltet werden. Jede Theilungswand der Scheitelzelle erscheint als eine Fortführung des Konstruktionssystems; jedes so gebildete

Segment aber ist selbst noch eine Lücke in diesem, welche jedoch durch weitere Theilungswände, dem Gesammtplan entsprechend, ausgefüllt wird.

Das einfach Natürliche dieser Ansicht tritt besonders deutlich hervor, wenn man die beiden so auffallend verschiedenen Vegetationspunkte von Fucus vesiculosus und Dictyota vergleicht, denen Fig. 6 und resp. 2 entsprechen. Bei Fucus ist die Scheitelzelle im Längsschnitt vierseitig genau entsprechend dem Verlauf der Periclinen und Anticlinen, bei Dictyota zweiseitig, auch hier dem Verlauf der Konstruktionslinien folgend. Jene sondert daher Segmente nach rechts und links und an ihrer Basis ab, diese bildet nur eine Reihe von Basiskopen Segmenten; und entsprechend dem Verlauf der Peri- und Anticlinen entstehen in den Segmenten selbst wieder neue Wände, deren zeitliche Reihenfolge und räumliche Orientirung ohne die hier vertretene Ansicht gar nicht erklärlich wäre, in ihrem Licht gesehen dagegen als eine konsequente Fortführung des Konstruktionssystems durchaus planvoll erscheint.

Nicht so einfach gestalten sich die Verhältnisse in solchen Fällen, wo die Scheitelzelle die Form einer halben bikonvexen Linse besitzt und zwei Reihen von Segmenten absondert (Fissidens, manche Farne, Selaginella), oder da, wo sie drei Segmentreihen bildet, nach hinten von drei wenig gekrümmten Flächen begrenzt wird (Stammspitzen der meisten Moose, Equiseten, mancher Farne). Für beide Fälle kann Fig. 3 Taf. IX als ein medianer Längsschnitt gelten. Noch komplizirter wird die Sache bei der Wurzelscheitelzelle mit dreireihiger Segmentirung und Kappenbildung für die Wurzelhaube, wofür Fig. 12 Taf. IX als Schema dienen mag, wobei jedoch zu bemerken ist, dass hier sowohl, wie in Fig. 3 die Hauptwände der Segmente vom Lithographen geradlinig gezeichnet sind, während sie nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung der Form des Scheitels entsprechend ein wenig gekrümmt sein müssten. Indem ich hier die einschlägige Litteratur und die zugehörigen Abbildungen als bekannt voraussetze [1]), will ich nur wenige erläuternde Bemerkungen beibringen.

Bei dem Schema Fig. 3, Taf. IX fällt vor allem auf, dass die Segmentwände, soweit sie noch die Scheitelzelle selbst begrenzen, vermöge ihrer Stellung und Krümmung nicht eigentlich in das konfokale Konstruktionssytstem des tieferen Theils des Vegetationspunktes zu passen scheinen; sie sind weder Fortsetzungen der sonstigen Anticlinen noch der Periclinen; es sind vielmehr Anticlinen eigener Art. Nun zeigt sich aber, dass diese Wände bei fortschreitendem Wachsthum sich so krümmen und umlegen, dass sie als Bruchstücke eines konfokalen Systems von Anticlinen sich darstellen (die dick ausgezogenen mit A A bezeichneten Striche), welche zudem noch eher oder später zu vollständigen Anticlinen dadurch ergänzt werden,

[1]) Im Nothfall wird man das Nöthige in meinem Lehrbuch finden.

dass neue Wände (*a a*) ihnen gegenüber entstehen. Indem unterdessen auch noch konfokale Periclinen auftreten (*PP*), gestaltet sich der Gewebekomplex so, als ob er ganz nach dem Schema Fig. 2 oder Fig. 1 gebaut wäre. Deutlicher als hier kann es sich kaum zeigen, dass, wenn das Konstruktionssystem überhaupt ein konfokales, mit rechtwinkeliger Schneidung ist, es sich dem allgemeinen Schema fügen muss. Es leuchtet so z. B. ohne Weiteres ein, warum die anfangs steil aufgerichteten Hauptwände der Segmente mehr und mehr die Querlage annehmen; es sind eben orthogonale Anticlinen und die entsprechenden Wände in Fig. 1 und 2 (*A a*) erfahren ja ganz dieselbe Veränderung. — Es bliebe nun also nur die Frage übrig, warum die dem Scheitel nächsten Anticlinen (Fig. 3) nicht gleich anfangs als konfokale Anticlinen, ebenso wie in Fig. 2 entstehen, warum je zwei (resp. drei) Reihen von Segmenten entstehen, statt einer einzigen Reihe, wie in Fig. 2. Bei Fig. 6 liegt die Ursache für die dreifache Segmentirung im Konstruktionsplan; hier aber anscheinend nicht. Es wird jedenfalls Aufgabe weiterer Erwägungen sein, diese Frage zu lösen; als eine Lösung wird man es aber nicht betrachten dürfen, wenn man hier die Erblichkeit herbeizieht, denn bevor die fragliche Einrichtung erblich werden konnte, musste sie eben erst einmal entstehen, auch wird es sich hier weniger um neue Beobachtungen als um einen neuen guten Gedanken handeln.

Soviel aber leuchtet ein, dass auch die durch Schema Fig. 3 repräsentirten Scheitelzellen als Lücken im Konstruktionssystem gelten können, um so mehr, als ihre Wände durch nachträgliches Wachsthum diesem sich einfügen.

Vom Standpunkt mechanischer Zweckmässigkeit aus betrachtet, lässt sich die Bildung zwei- und dreireihig segmentirter Scheitelzellen immerhin begreifen. Die rechtwinkelige Schneidung der Wandrichtungen im Urmeristem, sei es mit konfokaler oder nicht konfokaler Anordnung verbunden, entspricht jedenfalls den Anforderungen, welche die Mechanik zum Zweck der Festigkeit des Ganzen stellen müsste. Denkt man sich ein Gemäuer oder Balkengerüst nach dem Schema Fig. 3 aufgeführt, so wird es an der Scheitelwölbung wohl ebenso fest sein, als wenn es nach dem Schema Fig. 2 gebaut wäre.

Wenn die von Russow (vergl. Unters. 1872, Taf. VIII, Fig. 158) gegebene Abbildung eines Längsschnitts des Wurzelscheitels von Marattia richtig ist (und ich habe keine Ursache daran zu zweifeln), so haben wir hier den sehr lehrreichen Fall, dass statt einer Lücke im Konstruktionssysteme des Vegetationspunktes, d. h. statt einer Scheitelzelle, deren mehrere vorhanden sind. Sie kommen, wie die Abbildung deutlich zeigt, dadurch zu Stande, dass oberhalb der Fokalgruppe des Scheitels nur mehrere anticline, aber keine periclinen Wände vorhanden sind, und in dieser Bezieh-

ung stimmen sie mit der gewöhnlichen Scheitelzelle überein, nur dass die Anordnung weniger regelmässig ist.

Man kann die Bildung einer Scheitelzelle so auffassen, als ob in der Scheitelregion des Vegetationspunktes das Wachsthum den Zelltheilungen vorauseilte (so langsam jenes auch ist) oder diese dem fortschreitenden Wachsthum nicht rasch genug folgten, so dass immer der oberste Theil des Vegetationspunktes noch ungefächert bleibt. Hört das Wachsthum im Scheitel ganz auf, so ist zweierlei möglich: nämlich die Zelltheilung kann auch aufhören, und dann hat man einen ruhenden Scheiteltheil mit ruhender Scheitelzelle; es kann aber die Zelltheilung auch fortschreiten, wenn die Scheitelregion bereits zu wachsen aufgehört hat, und dann bilden sich in der Scheitelzelle Wände, die Lücke wird ausgefüllt. Ein sehr schönes Beispiel für diesen Fall liefert Cladostephus, dessen Scheitelzellen sich nach Pringsheim[1]) bei eintretender Winterruhe mit kleinzelligem Fachwerk erfüllen. Aehnliches haben Kny und Bauke[2]) in Scheitelzellen älterer Farnprothallien abgebildet, bei denen, wie ich annehme, das Scheitelwachsthum sehr verlangsamt oder ganz sistirt war.

Der bisherigen Auffassung der Scheitelzelle gegenüber wird die Ansicht, dass sie eine blosse Lücke im Konstruktionssystem der Zellwände sei, voraussichtlich hier und da auf Bedenken stossen. Dies kann jedoch nur dann geschehen, wenn man meine hier vertretene Auffassung des Vegetationspunktes überhaupt verwirft; nimmt man sie an, so versteht sich meine Ansicht von der Scheitzelle von selbst. Aus der Litteratur gewinnt man den Eindruck, als ob Manche die Scheitelzelle gewissermassen als die Seele des Wachsthums überhaupt betrachten, als ob sie so zu sagen der Baumeister wäre, der im Vegetationspunkt Alles anordnet und beherrscht. Damit verträgt sich die Lückentheorie nun freilich nicht. Jene die Scheitelzelle personifizirende Ansicht leidet aber, abgesehen von Sonstigem, an dem Uebelstand, dass die Personifikation auf einer Täuschung beruht; die Scheitelzelle bleibt nicht dieselbe, sie persistirt als solche nicht; nach jeder Theilung ist eben eine neue Scheitelzelle da, welche sich ebenso wie ihre Schwesterzelle, das Segment, dem Gesammtwachsthum des Vegetationspunktes fügen muss, wie schon daraus hervorgeht, dass auch die Form der Scheitelzelle mit der Gesammtform des Vegetationspunktes sich ändert; so ist sie nach Hofmeister an jungen Stammknospen von Fissidens dreiseitig pyramidal, an älteren bilateralen Stämmchen zweischneidig; an stumpfspitzigen jungen Blättern von Andreaea[3]) zweireihig segmentirt, an älteren mit schlanker Spitze aber durch „Querwände“ getheilt.

1) Pringsheim, „Sphacelarienreihe“. Berlin 1873. Taf. III.
2) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII, Taf. II, 8, und Bd. X, Taf. VI, 20.
3) Kühn, Zur Entw.-Gesch. der Andreaeaceen. 1870. Taf. 5, 34.

Die ganz eigenthümliche Bedeutung, welche man bisher der Scheitelzelle beilegte, stützt sich auf zwei verschiedene Momente. Erstens entstehe aus ihr, durch Vermittlung der Segmente, das gesammte Gewebe der Pflanze und zweitens soll sie, einer weit verbreiteten Annahme zufolge, die am ausgiebigsten wachsende Zelle des Vegetationspunktes sein. Das Erste ist nur in gewissem Sinne, das Letztere nicht bewiesen und wahrscheinlich unrichtig.

Was die Entstehung des gesammten Gewebes aus der Scheitelzelle betrifft, so ist zu beachten, dass diese selbst einer immer wiederkehrenden Erneuerung unterliegt, dass die jeweilig vorhandene Scheitelzelle die Tochter der vorigen und die Schwester des letzten Segments ist. Beständig und herrschend ist nicht die Scheitelzelle, sondern das Gesetz, nach welchem das Wachsthum und die Zelltheilungen am Scheitel erfolgen, und diese hängen einerseits von der Form des Scheitels und andererseits davon ab, ob das Wachsthum des Vegetationspunktes ein einheitliches ist oder nicht. — Der Schein, als ob die Scheitelzelle persistirte, wird wesentlich bedingt durch die Art der Segmentirung; schliessen die dem Scheitel nächsten Anticlinen einen linsenförmigen oder einen Raum von tetraedrischer Form ein, so wird durch die neue Segmentwand dieser Raum (die Scheitelzelle) in zwei sehr ungleich geformte Theile zerlegt der eine, das Segment hat eine ganz andere Form als die ältere Scheitelzelle, der andere dagegen behält dieselbe Form und erscheint deshalb als dasselbe Ding, wie die vorige Scheitelzelle. Wird dagegen eine Scheitelzelle so getheilt, dass zwei gleiche Schwesterzellen entstehen, wie bei Fucus periodisch geschieht, so verschwindet dieser Schein der Persistenz und man nimmt die beiden neuen Zellen entweder für zwei neue Scheitelzellen, oder man nennt sie Randzellen oder sonst wie.

Dass die Scheitelzelle die am ausgiebigsten wachsende des Vegetationspunktes sei, ist wiederholt behauptet und bisher kaum bestritten worden. So sagt Hofmeister (Zellenlehre p. 132): „Ist die Massenzunahme der Scheitelzelle eines Vegetationspunktes dagegen rascher als die der nächsten Umgebung derselben, so wird der Vegetationspunkt eine einzige Scheitelzelle erkennen lassen“ u. s. w. Ganz offenbar stützt sich diese Ansicht auf die hervorragende Grösse der Scheitelzelle bei Laubmoosen, Equiseten, Farnkräutern, Selaginellen u. a. Es ist dabei aber ausser Acht gelassen, dass von mehreren in Theilung und Wachsthum begriffenen Zellen die eine deshalb grösser sein kann, als die anderen, weil sie entweder rascher wächst, oder weil sie sich seltener theilt; die Vergleichung der Dimensionen an einem Schnitt allein giebt aber keine Auskunft, ob das eine oder das Andere der Fall ist, denn auch hier ist festzuhalten, dass die Vertheilung des Wachsthums im Vegetationspunkt nur aus der messenden Vergleichung wenigstens zweier konsekutiver Entwickelungsstadien erschlossen werden kann. Wenn man

die Vertheilung des Wachsthums aus der Besichtigung eines Präparates, d. h. aus dem Verlauf seiner Konstruktionslinien erschliesst, so liegt dabei die stillschweigende Voraussetzung zu Grunde, dass Umfang und innere Konstruktion des Vegetationspunktes während gewisser Zeit trotz des Wachsthums unverändert bleiben; nur unter dieser Voraussetzung kann aus dem Bild des Zellnetzes eines Vegetationspunktes auf die Vertheilung des Wachsthums in ihm geschlossen werden. Unter dieser Voraussetzung und der ferneren Annahme, dass die Scheitelzelle bis zu ihrer nächsten Segmentirung immer wieder dieselbe Form und Grösse annimmt, welche sie bei der vorhergehenden hatte und dass die konsekutiven Segmente im Moment ihrer Entstehung alle dieselbe Grösse haben (was ja allgemein angenommen wird), kann man aus den vorhandenen Abbildungen einigermassen ein Urtheil darüber gewinnen, ob die Scheitelzelle rascher oder langsamer wächst als ihre Segmente. Am einfachsten gelingt dies da, wo die Segmente durch Transversalwände entstehen, wie bei Chara und Nitella. Unter obigen Voraussetzungen müsste, wenn die Scheitelzelle sich ebenso rasch verlängerte, wie die Segmente, in dem Moment, wo das neue Segment (*I*) entsteht, das vorhergehende (*II*) gerade doppelt so lang[1]), das drittvorhergehende (*III*) gerade dreimal so lang sein, wie das eben entstandene jüngste Segment. Meine alten Zeichnungen von Characeen zeigen nun aber durchgehends, dass dies nicht der Fall ist, dass vielmehr das zweite Segment mehr als doppelt, das dritte Segment viel mehr als dreimal so gross ist als das jüngste u. s. f. Dies stimmt genau mit meinen Messungen an Wurzelspitzen, denen zu Folge gleich lange Stücke in gleichen Zeiten um so langsamer wachsen, je näher sie der Spitze liegen[2]). Für Vegetationspunkte mit zwei- oder dreireihig segmentirten Scheitelzellen fehlen mir geeignete Beobachtungen und aus den Bildern der vorliegenden Litteratur dürfte es kaum möglich sein, unsere Frage zu entscheiden, soweit es sich um das Wachsthum der Längsachse handelt. Diese Entscheidung mag daher besonderen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Die Frage, ob die Scheitelzelle rascher wächst als andere Theile des Vegetationspunktes, wurde soeben nur bezüglich der Längsachse geprüft; sie kann aber auch betreffs der gewölbten Aussenwand, welche an den Segmenten später zur äusseren, der Achse parallelen Längswand wird, gestellt werden; in diesem Falle wird das Längenverhältniss der zu messenden Stücke eine Funktion der Krümmung der Scheitelfläche sein müssen[3]). Die Frage kann auch den Sinn haben, ob das Volumen der Scheitelzelle rascher zunimmt,

1) Auf der Längsachse gemessen. Vergl. z. B. die Figuren p. 296 meines Lehrbuchs IV. Aufl.

2) Vergl. vorliegenden Band p. 801.

3) Vergl. Nägeli und Leitgeb, „Entstehung u. Wachsth. der Wurzeln" p. 91 ff.

als ein gleiches Volumen an einer andern Stelle des Vegetationspunktes. In dieser Beziehung bieten die vorhandenen Bilder (z. B. Cramer's Equisetenscheitel und die von Nägeli und Leitgeb in „Entst. und Wachsth. der Wurzeln") genügende Auskunft, indem die Vergleichung von Längs- und Querschnitten zur Genüge zeigt, dass das Volumen der Segmente um so rascher zunimmt, je weiter sie von der Scheitelzelle (innerhalb des Vegetationspunktes) entfernt sind.

Macht man auch hier die Voraussetzung, dass bei gleichbleibendem Gesammtbild des Vegetationspunktes alle Segmente im Augenblick ihrer Entstehung dieselbe Grösse haben, so würde das Volumen des zweitjüngsten im Augenblick, wo das jüngste entsteht, gerade doppelt so gross, das des drittjüngsten gerade dreimal so gross, das der fünftjüngsten gerade fünfmal so gross sein, als das Volumen des jüngsten, wenn das Wachsthum in der Scheitelzelle dem der Segmente gleich wäre. Dass diese Proportionalität zwischen Alter und Volumen des Segmentes nicht besteht, dass letzteres viel rascher wächst, als dieser Proportionalität entspricht, zeigen die Bilder ganz unzweifelhaft auch ohne Messungen; die Zunahme der Volumina konsekutiver Segmente ist so rapid, dass schon die auf das Augenmaass basirte und durch geeignete Ueberlegung gestützte Abschätzung gar keinen Zweifel lässt.

In all' diesen Fällen, wo sich die Wahrscheinlichkeit ergiebt, dass die Scheitelzelle nicht, wie bisher geglaubt, die raschest, sondern die langsamst wachsende Region des Vegetationspunktes repräsentirt, ist dieser selbst konfokal gebaut. Bei nicht konfokal gebauten, aber mit koaxialen Periclinen versehenen Vegetationspunkten wird es darauf ankommen, ob man auch hier von einer Scheitelzelle reden will oder nicht. Nimmt man z. B. bei einer so gebauten kryptogamischen Wurzelhaube die Scheitelzelle der Wurzel auch als Scheitelstelle der Haube [1]), so wird man auch hier finden, dass die Scheitelzelle langsamer wächst als die Haubenkappen.

Alle auf das vorliegende Beobachtungsmaterial gestützten Erwägungen machen also wahrscheinlich, dass die Scheitelzelle gerade da, wo man bisher allein eine solche annahm, bei konfokalen Vegetationspunkten, die am langsamsten wachsende Region des Vegetationspunktes repräsentirt, wogegen an der Scheitelwölbung nicht konfokaler Meristemprotuberanzen das stärkste Wachsthum stattfinden kann. Nichts könnte erwünschter sein, als eine definitive Entscheidung dieser Frage auf Grund neuer messender Untersuchungen und sorgfältiger geometrischer Erwägungen.

Es ist nun betreffs der Scheitelzelle noch die Frage zu behandeln, ob auch für ihre Wände die rechtwinkelige Schneidung gilt. In solchen Fällen,

1) Was sie wenigstens insofern ist, als sie die Urmutterzelle aller Haubenkappen darstellt, in demselben Sinne wie sie die Urmutterzelle des Wurzelkörpers selbst ist.

wo Quersegmente (wie Fig. 2 Taf. IX) gebildet werden, oder wo gekrümmte Hauptwände zwei Segmentreihen erzeugen (wie bei Fissidens und Selaginella), spricht wenigstens nichts gegen die Annahme rechtwinkeliger Schneidung, da man durch rechtwinkelige Konstruktion aus krummen Linien gerade solche Bilder bekommt. Dagegen scheinen sich manche Beobachter betreffs der dreiseitig pyramidalen (tetraedrischen) Scheitelzellen dem Irrthum hinzugeben, als ob ihre Hauptwände (*g i k — h i k — g i h* Fig. 109) sich schiefwinkelig schneiden müssten, wenn sie auch auf der Aussenwand rechtwinkelig stehen, weil die Scheitelzelle im optischen Querschnitt ein Dreieck darstellt, dessen Seiten sich natürlich nicht sämmtlich rechtwinkelig schneiden können. Allein es ist leicht einzusehen, dass die Scheitelansicht der Scheitelzelle (Horizontalprojektion, optischer Querschnitt) über den Neigungswinkel der Hauptwände keine Auskunft giebt. Nehmen wir den einfachsten Fall, dass die Scheitelansicht dieser Zelle ein gleichseitiges Dreieck darstellt, dessen Seiten also sich unter 60^0 schneiden, was nach Nägeli und Leitgeb für die pyramidalen Scheitelzellen der Gefässkryptogamen gilt, dass die Scheitelzelle also das Bild Fig. 109 darbietet. Es leuchtet sofort ein, dass dieses Bild ganz dasselbe sein würde, wenn die drei Flächen *kig, kih, igh* die Ecke eines Würfels oder die spitze Ecke eines Rhomboëders oder eine stumpfe Ecke bildeten; in der Scheitelansicht ist darüber nichts zu entscheiden, sie zeigt ein gleichseitiges Dreieck als Querschnitt der Zelle, ohne etwas über die Neigung der fraglichen Wände zu lehren, die doch im ersten Falle sicherlich eine rechtwinkelige, in den beiden andern eine schiefwinkelige ist. Vielmehr müssen richtig geführte Längsschnitte darüber Auskunft geben, ob die Hauptwände einander rechtwinkelig schneiden, was nach manchen Abbildungen sehr wahrscheinlich ist, nach anderen allerdings bezweifelt werden könnte. Es ist dabei jedoch zu beachten, dass, wenn die Hauptwände eben sind und eine Würfelecke darstellen, die ganze Scheitelzelle einen Kugel-Oktanten darstellen muss, wenn rechtwinkelige Schneidung auch an der Scheitelwölbung stattfinden soll; diese letztere muss dann also sphärisch gekrümmt sein, was bei der Gesammtform des Vegetationspunktes kaum je oder selten vorkommen dürfte; ist es nicht der Fall, ist die Scheitelkrümmung keine sphärische, so können die sie rechtwinkelig schneidenden Hauptwände auch nicht Ebenen sein und keine Würfelecke darstellen; sie müssen vielmehr selbst gekrümmt sein, was, wie es scheint, auch der gewöhnliche Fall ist, und gerade dies spricht für die rechtwinkelige Schneidung der Hauptwände unter sich und mit der Aussenwand.

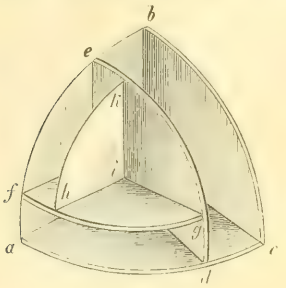


Fig. 109.
Eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, von oben gesehen; die Hauptwände als eben gedacht. Mit drei Segmenten.

Die Verhältnisse im Scheitel der Jungermannien und solcher Laubmoose, deren Segmentirungswände den Hauptwänden der Scheitelzelle nicht parallel sind, sondern anodisch vorgreifen, scheinen mir noch nicht hinreichend durchsichtig, um in Kürze etwas Abschliessendes darüber zu sagen; doch wäre bei erneuter Beobachtung vor allem die Frage im Auge zu behalten, ob die anodisch vorgreifenden Wände nicht im Moment ihrer Entstehung doch parallel mit der je viertvorausgehenden Wand sind und erst durch nachträgliches Wachsthum Verschiebung eintritt.

Die Frage, unter welchen Bedingungen überhaupt eine Scheitelzelle zu Stande kommt oder nicht, ist vorwiegend deshalb sehr schwierig zu beantworten, weil es an einer allgemein acceptirten Definition dessen fehlt, was man mit dem Wort „Scheitelzelle" ein für alle Mal bezeichnen will. Diese Unbestimmtheit des Sprachgebrauchs, verbunden mit der Ansicht, es müsse sich an jeder Sprossung eine Scheitelzelle nachweisen lassen, hat bei einigen neueren Beobachtern zu den sonderbarsten Schematisirungen geführt. Selbst in Fällen, wo die medianen Längsschnitte (z. B. Wurzelträger von Selaginella bei Treub l. c.) oder die Oberflächenansicht von Blättern und sonstigen Gewebeflächen Bilder ergeben, welche durch unsere Fig. 4, Taf. IX schematisirt sind, glaubte man Zellreihen so zusammensuchen und durch stärkere Striche hervorheben zu müssen, dass ein Anklang an die aus bekannten Scheitelzellen entstandenen Gewebebilder entsteht (vergl. Fig. 113). Vorherrschend ist wohl der Sprachgebrauch, wonach eine Zelle dann als Scheitelzelle bezeichnet wird, wenn sich aus ihr das gesammte Gewebe einer Sprossung genetisch ableiten lässt, wenn sie als Urmutterzelle desselben betrachtet werden kann. Allerdings ist dies, wie schon oben gezeigt wurde, eine Fiktion, da es gar keine dauernde Scheitelzelle giebt, die jeweilige Scheitelzelle vielmehr die Tochter der vorigen und die Schwester des letzten Segments ist. Trotzdem enthält jene Definition etwas dem reinsinnlichen Eindruck eines Zellhautnetzes Entsprechendes und kann daher ohne Schaden beibehalten

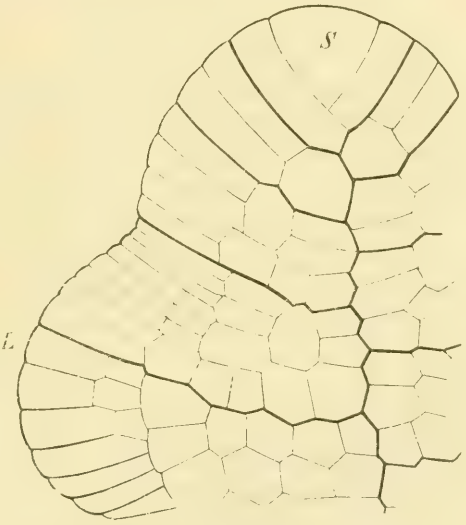


Fig. 110.
Blatt von Ceratopteris mit Scheitelzelle am konfokal gebauten Gipfel und ohne solche an dem nicht konfokal gebauten Seitenlappen *L* (nach Kny).

werden, wenn man sich nur des wahren Sachverhaltes bewusst bleibt. So ist z. B. auch in unserer Fig. 110 die Zelle *S* die Urmutterzelle des ganzen Gewebekomplexes des jungen Blattes, also eine Scheitelzelle. Dass man nun eine solche Urmutterzelle gerade als Scheitelzelle bezeichnet, hat offenbar seinen Grund darin, dass sie am Scheitel des betreffenden Organes liegt, gleichgültig, ob dieser vorgewölbt oder flach oder eingesenkt ist. Bedingung einer Scheitelzelle ist also nicht nur, dass sie die Urmutterzelle ist, sondern auch dass sie am Scheitel liegt; es muss also, wenn es eine geben soll, vor allem ein Scheitel da sein. Was aber ein Scheitel ist, soll unten erklärt werden.

Wenn hiermit behauptet wird, eine Scheitelzelle setze einen Scheitel voraus, so gilt doch nicht die Umkehrung, dass jeder Scheitel eine Scheitelzelle haben müsse. Vielmehr gehören alle diejenigen Zellen, welche in der Litteratur als Scheitelzellen bezeichnet werden, solchen Vegetationspunkten an, welche konfokale Konstruktionslinien besitzen, wie auf Taf. IX, X. Nämlich nur in diesem Falle bietet sich dem Auge ein Bild des Zellnetzes dar, welches gewissermassen in seiner Gesammtheit auf e i n e Zelle, auf die Scheitelzelle, hinweist [1]). — Sind dagegen die Konstruktionslinien eines Vegetationspunktes n i c h t konfokale Kurven, so giebt es auch keine Scheitelzelle im Sprachgebrauche. So hat z. B. in unserer Fig. 110 der linke Blattlappen *L* keine Scheitelzellen, weil seine Konstruktionslinien (besonders deutlich die Anticlinen) nicht konfokal verlaufen, da sie ihre Konvexitäten der Achse des Lappens *L* und seinem Scheitel zukehren. Gerade so ist es bei den Blättern von Marsilia nach H a n s t e i n (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. Taf. XIV). Da der konfokale oder nicht konfokale Bau aber mit der inneren Vertheilung des Wachsthums zusammenhängt, so sieht man, dass die Existenz einer Scheitelzelle nach dem Sprachgebrauch auf dieser letzteren mit beruht. Doch ist auch dies nicht das allein Entscheidende, denn bei den Phanerogamen ist auch bei konfokalem Bau des Vegetationspunktes gewöhnlich keine Scheitelzelle vorhanden, obwohl sie gewiss gelegentlich vorkommen kann (junge Blätter von Elodea, Hippuris, zuweilen im Vegetationspunkt von Zea Mais u. a.). — Es würde sich übrigens darüber diskutiren lassen, ob nicht auch bei nur koaxialem Bau Scheitelzellen im oben definirten Sinne möglich sind [2]); hier sollte jedoch nur konstatirt werden, dass der Sprachgebrauch, der sich eng an den sinnlichen Eindruck der Zellhautnetze anschliesst, in solchen Fällen keine Scheitelzelle annimmt.

Die mit dem Sprachgebrauch von der Scheitelzelle verbundenen Schwierigkeiten treten besonders eclatant hervor, wenn es sich um das Randwachsthum

[1]) Und dieser Eindruck des Zellenbildes wird um so verführerischer, je grösser die Zellen am Scheitel sind, d. h. je seltener neue Wände entstehen.

[2]) So z. B. bei Wurzelhauben der Kryptogamen, wo die Scheitelzelle des Wurzelkörpers selbst zugleich die Scheitelzelle der Haube darstellt.

von scheibenförmigen oder doch flachen Gebilden handelt. Von der Fläche aus gesehen, kann der Umriss derartiger Körper ein gleichförmig gekrümmter sein oder doch nahezu einen Kreisbogen darstellen; ein Scheitel und demzufolge eine Scheitelzelle findet sich nicht. Das Zellhautnetz zeigt, von der Fläche aus gesehen, schwach gekrümmte Periclinen und radienartig verlaufende Anticlinen, welch' letztere auch, wie in Fig. 112, nicht konfokale, schwache Krümmungen haben können. Auf dem Vertikalschnitt können solche Gebilde Zellwandnetze der allerverschiedensten Art darbieten. Bestehen sie (wie (z. B. bei Coleochaete scutata) aus einer einzigen dünnen Zellschicht, so gleicht

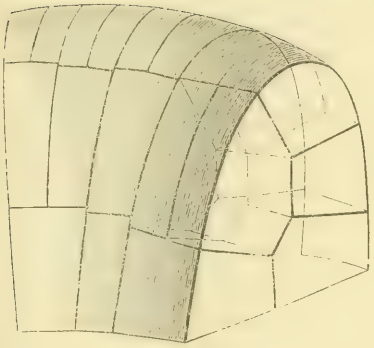


Fig. 111.

Willkürlich konstruirtes Schema für Randwachsthum. Die Zellwände rechts sind geradlinig gezeichnet, um das perspektivische Bild weniger zu stören.

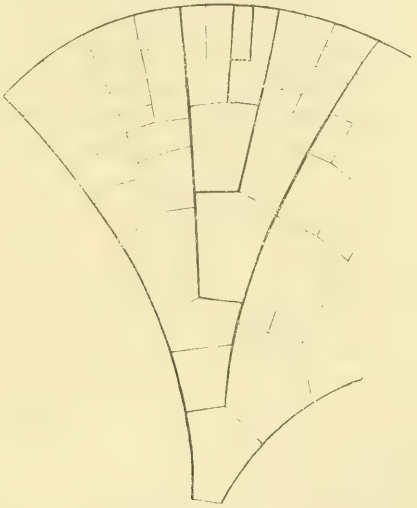


Fig. 112.

Blattrand von Trichomanes nach Prantl, von der Fläche gesehen. Vergl. auch die älteren Abbildungen bei Sadebeck in Just's Jahrb. für 1874, p. 390 ff.

der Radialschnitt der Scheibe dem Längsschnitt eines gegliederten Algenfadens; ist dagegen der flache Gewebekörper mehrschichtig, so kann die vertikale Schnittfläche Konstruktionskurven von nicht konfokalem Verlauf zeigen, wie bei Melobesia (nach Rosanoff), oder, was häufiger ist, der Vertikalschnitt hat konfokale Struktur und kann dann unserer Fig. 2 oder 3 Taf. IX ähnlich sein. In diesem Falle nun, der auch bei Fig. 111 ins Auge gefasst ist, entsteht auf dem Vertikalschnitt der Gewebefläche das Bild einer gewöhnlichen Scheitelzelle mit Segmenten und zwar nicht zufällig, sondern nothwendig, weil die am Rande liegende Zelle auf dem Vertikalschnitt den Ort der stärksten Krümmung einnimmt, wie es jeder Scheitelzelle geziemt. Denkt man sich aus dem Rande Fig. 111 durch zwei radiale Vertikalschnitte einen Sektor von der Breite einer Randzelle herausgeschnitten, so ist diese für das

betreffende Gewebestück eine wirkliche Scheitelzelle. Da jedoch der ganze flache Körper aus zahlreichen solchen nebeneinander liegenden Stücken besteht, so zeigt die Oberflächenansicht oder der Horizontalschnitt ein Bild, wie Fig. 4 Taf. IX, auf welchem von einer Scheitelzelle im gewöhnlichen Sinne nichts zu merken ist.

Nun kommen aber komplizirtere Fälle vor. Der flache Gewebekörper braucht in der Flächenansicht nicht gleichförmig gekrümmt zu sein, diese Krümmung kann einen Scheitel besitzen und dieser kann einwärts gebuchtet sein, wie bei Farnprothallien, Marchantieen Metzgeria u. a. Man hat ein flaches Gebilde mit Rand und in diesem Rande einen Scheitelpunkt, auf welchen die Abstammung aller Zellen zurückgeführt werden kann. Liegt nun am Scheitel des Randes eine Zelle, welche im oben angegebenen fiktiven Sinne als Urmutterzelle des gesammten Zellgewebes gelten kann, so wird sie auch hier vom Sprachgebrauch als echte Scheitelzelle zugelassen. In diesem Falle kann es sich nun aber ereignen, dass die Scheitelzelle kaum grösser oder selbst kleiner ist, als die aus ihr entspringenden Gewebezellen, so dass sie nicht mehr als eine Lücke im Konstruktionssystem erscheint, dies um so weniger, wenn sie dieselben Theilungen erfährt, wie jede andere Randzelle, wie dies z. B. nach Leitgeb's Beschreibung und Abbildung bei Blasia pusilla der Fall sein muss[1]). Leitgeb giebt l. c. Taf. V, Fig. 30 das Schema dieser Scheitelzelle, jedoch seiner Beschreibung entsprechend so, dass die vertikale Theilungswand in ihr seitwärts auftritt und so aus der Scheitelzelle zwei ungleich grosse Tochterzellen entstehen, von denen die kleinere als Segment, die grössere als neue Scheitelzelle aufgefasst wird. Mir scheint jedoch aus Leitgeb's gewiss höchst zuverlässigen Bildern auf Taf. I (Fig. 3 *B*, Fig. 5) hervorzugehen, dass die vertikale Theilungswand die Scheitelzelle genau halbirt, wie in unserer Figur 113 (Wand *q r s* in der Scheitelzelle *g h p o n m*). Mir wird dies noch dadurch wahrscheinlicher, weil hier gar kein Grund zur Bildung ungleich grosser Zellen vorliegt und die allgemeine Regel der Zellbildung die Entstehung volumengleicher Zellen ist[2]). Sollte,

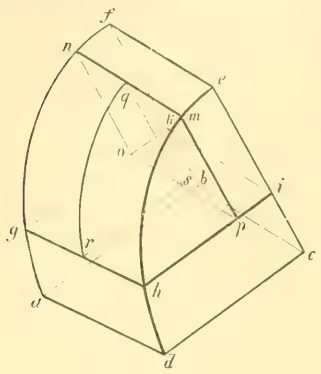


Fig. 113.

Scheitelzelle mit zwei Segmenten, auf deren Bildung Halbirung der Scheitelzelle folgt. Der Bequemlichkeit wegen sind die Theilungswände sämmtlich als ebene gezeichnet.

1) Leitgeb, Untersuchung über die Lebermoose I, Taf. I.

2) Dass dies auch für die Segmentirung der gewöhnlichen Scheitelzellen sehr wahrscheinlich ist, werde ich anderwärts zu begründen suchen. Hier nur Folgendes. Ist die neue Segmentwand einer z. B. dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle einer ihrer Seitenflächen parallel, so wird von der Scheitelzelle eine ihr ähnlich geformte abge-

wie ich allerdings glaube, meine Auffassung von Leitgeb's Beobachtungen die richtige sein, so wären die Bilder, wo die Scheitelzelle nach der Vertikaltheilung aus einer kleineren (neuen Scheitelzelle und aus einer grösseren (Segment) besteht, nur auf nachträgliches ungleiches Wachsthum zurückzuführen. Die schwächer wachsende der beiden Zellen wird so zur neuen Scheitelzelle und theilt sich später durch eine vertikale Halbirungswand. — Ist nun aber diese ganze Auffassung richtig, so sind die Theilungsvorgänge in der Scheitelzelle von Blasia genau die einer gewöhnlichen Randzelle; und es zeigt sich hier sehr deutlich, dass es überhaupt eine dauernde Scheitelzelle im gewöhnlichen Sinne nicht giebt. Die jeweilige Scheitelzelle ist immer die Schwester des letzten Segments, gewöhnlich jedoch von ganz anderer Gestalt als dieses, worauf eben der Schein der Persistenz einer Scheitelzelle beruht; bei Blasia dagegen werden durch die Theilung der jeweiligen Scheitelzelle zwei auch an Gestalt ganz gleiche Schwesterzellen geliefert, worin allein das Ueberraschende dieses Falles nach meiner Auffassung liegt.

Eine Bestätigung der Richtigkeit mein Auffassung finde ich in der von Rostafinski gegebenen Darstellung der Vorgänge im Scheitel von Fucus vesiculosus (vergl. unsere Fig. 6 Taf. IX), wo nach Abgliederung eines Basalsegments und zweier „flächensichtigen" Segmente die Scheitelzelle in zwei Hälften zerfallen kann [1]), die entweder beide zu normalem Gewebe sich umbilden, oder beide wie Scheitelzellen sich verhalten können, oder endlich nur die der Achse zugekehrte Hälfte behält den Charakter einer Scheitelzelle; es können somit bei Fucus vesiculosus Scheitelzellen unbestimmter Zahl nebeneinander liegen und einen „Scheitelrand" darstellen.

§ 7. Bildungscentrum, Achse, Scheitel, Vegetationspunkt.

Diese Begriffe sind für die Morphologie ebenso wie für die Physiologie des Wachsthums von ganz fundamentaler Bedeutung, denn sie beziehen sich auf die innere und äussere Symmetrie der Pflanze, die allen morphologischen Erwägungen immer, wenn auch meist stillschweigend zu Grunde liegen und ohne welche eine tiefere Einsicht in die Wachsthumsvorgänge und alle mit ihnen zusammenhängenden Bewegungen nicht zu erreichen ist.

Da ich nun bei den vorausgehenden Betrachtungen über die Zellenanordnung im Urmeristem ebenfalls genöthigt war, diese Begriffe vielfach zu benutzen, und da andererseits befriedigende Definitionen derselben in der

schnitten; auf einem medianen Längsschnitt, der die beiden fraglichen Wände trifft, muss sich die Wölbungslinie der alten zu der der neuen Scheitelzelle wie $1\frac{2}{3} : 1$ oder fast wie 5 : 4 verhalten, wenn Halbirung eingetreten ist, und manche Bilder entsprechen dieser Forderung.

1) Die Theilungswand würde bezüglich unserer Fig. 6 Taf. IX parallel der Papierebene liegen.

Litteratur nicht zu finden sind[1]), so erlaube ich mir hier nachträglich eine Reihe von Sätzen aufzustellen, welche den wahren Zusammenhang dieser Begriffe unter sich hervorheben sollen. Statt ausführlicher Begründungen, welche sehr viel Raum beanspruchen würden, werde ich mich dabei mit dem Hinweis auf allbekannte Beispiele begnügen.

Die Begriffe Bildungscentrum, Achse, Scheitel, Vegetationspunkt finden ihre unumschränkte Anwendung nur bei höher entwickelten Pflanzen, zu denen hier allerdings auch die Mehrzahl der Thallophyten zu rechnen ist. Unter diesen aber sind die am niedrigsten Organisirten (viele einzellige, mit Ausnahme der Siphoneen) dieses eben deshalb, weil ihre Organisation zu einfach oder zu unregelmässig ist, um die Anwendung jener Begriffe auf sie zu gestatten. Sollen diese also klar gelegt werden, so müssen wir die Beispiele unter den höher organisirten suchen.

Querschnitt eines Pflanzentheils nennen wir einen solchen Schnitt, in welchem wir ein Bildungscentrum auffinden, welches innerhalb der Schnittfläche keine Verrückung erfährt. Das Bildungscentrum oder der organische Mittelpunkt ist der Punkt der Schnittfläche, auf welchen die gesammte Struktur derselben als auf den Ausgangspunkt für ihre räumliche Orientirung hinweist. Obgleich dieser Punkt keineswegs mit dem geometrischen Mittelpunkt zusammen zu fallen braucht (z. B. bei hypo- oder epinastischen Zweigen von kreisförmigem Querschnitt) zweifelt doch kein Botaniker an seinem Vorhandensein und seiner Lage in irgend einem gegebenen Fall; es genügt hierfür der Hinweis auf Querschnitte von Wurzeln, Stengeln, Früchten, Blättern u. s. w. Jeder weiss, dass er nur dann einen wirklichen Querschnitt vor sich hat, wenn diese Beziehung der Organisation auf den einen Punkt ganz klar und einleuchtend hervortritt. Zur Erläuterung, wenn eine solche nöthig wäre, mag unsere Fig. 100 und 105 dienen. Auch wenn man ein bis dahin ganz unbekanntes Organ beliebig durchschneidet, weiss man daher, ob der Schnitt ein Querschnitt ist oder nicht.

Da nun, was ein Querschnitt sei, jederzeit leicht zu konstatiren ist, so kann man daraus die Lage und Form der Längsachse (Achse, Wachsthumsachse) ableiten: es ist diejenige gerade oder krumme, durch den organischen Mittelpunkt gehende Linie, auf welcher der gegebene Querschnitt senkrecht steht; hat man zahlreiche, wenn auch unter sich nicht sehr ähnliche Querschnitte eines Organs, so ist die Verbindungslinie ihrer organischen Centra die Achse.

Ein Schnitt, welcher die Achse enthält (sie nicht schneidet), ist ein medianer Längsschnitt. Je nach den Symmetrieverhältnissen des Organs

1) Der durchaus fehlerhaften Definition Hofmeister's (Allg. Morph. p. 405, 406), wonach die „Längslinie oder Achse" eines Pflanzentheiles „die dauernd begünstigte Richtung der Volumenzunahme" sein soll, bin ich bereits in meinem Lehrbuch § Wachsthumsrichtungen (z. B. IV. Aufl., p. 206 ff.) entgegengetreten.

kann dasselbe nur einen oder mehr mediane Längsschnitte zulassen. Ist das Organ schraubenförmig gekrümmt (z. B. bei einer gewickelten Ranke), so ist es auch die Achse, und ein medianer Längsschnitt ist zwar denkbar, aber praktisch nicht ausführbar. Die Entstehung der Längsachse eines Organs kann man sich so vorstellen, dass der organische Mittelpunkt eines Querschnitts sich nach einer Richtung hin geradlinig oder krummlinig fortbewegt. Der Ausgangspunkt dieser Bewegung ist dann die Basis des Organs, das Ziel derselben die Spitze, oder der Scheitel. Je nach den Wachsthumsverhältnissen kann diese Bewegung des organischen Mittelpunktes oder des Bildungscentrums im Verhältniss zum radialen Wachsthum rasch oder langsam sein, davon hängt dann die Gesammtform des Organs ab, ob es in Richtung der Achse niedrig (Stammtheil vieler Zwiebeln, Crocusknollen, Isoëtesstämme, manche Früchte von Cucurbita, Hura crepitans u. a. m.) oder langgezogen ist. Die Achse ist weder die Richtung des raschesten noch die des dauerndsten Wachsthums, sondern die Linie, welche das durch das Wachsthum verschobene Bildungscentrum beschreibt. Unterbleibt diese Bewegung, wie bei den Thallusscheiben von Coleochaete scutata, so giebt es wohl einen Mittelpunkt, aber keine wirkliche (sondern nur eine gedachte) Längsachse; ist sie sehr gering, so giebt es eine niedrige Scheibe, wie bei Melobesia.

Nach dem Ausgangspunkt unserer Betrachtung ist das Bildungscentrum immer auf dem Querschnitt zu finden; auf dem medianen Längsschnitt kann es sichtbar sein oder nicht. Nicht sichtbar ist es, wenn der Längsschnitt des Vegetationspunktes einen nicht konfokalen Bau hat; wenn aber in diesen Fällen die Struktur eine koaxiale ist, so ist auf dem medianen Längsschnitt wenigstens die Lage der Achse zu ermitteln (vergl. z. B. Wurzelhauben wie Fig. 11, 12 Taf. IX). Ist dagegen die Struktur des Vegetationspunktes eine konfokale, so ist der Focus der Anti- und Periclinen das organische Centrum, welches auch auf dem Querschnitt als solches erscheint. Der Scheitel des Vegetationspunktes fällt also nicht mit dem organischen Centrum zusammen. Gewöhnlich liegt das letztere in der Substanz des Vegetationspunktes, wie bei Fig. 1, 2, 3, 7, 8, 11, 12 auf Taf. IX. — Es kann aber auch vorkommen, dass das Bildungscentrum (Focus der Anti- und Periclinen) ausserhalb des Vegetationspunktes, über dem Scheitel liegt, wie Fig. 5, 6 Taf. IX. — Bei konfokaler Struktur ist der gewöhnliche Fall der, dass der Weg, den der Focus (das Bildungscentrum) beschreibt, also die Längsachse des Organs, auch zugleich die Achse der Peri- und Anticlinen darstellt (vergl. Fig. 1, 2, 3, 5, 6 Taf. IX); es scheint jedoch auch vorzukommen, dass die Wachsthumsachse eines medianen Längsschnittes mit dem Parameter sämmtlicher Konstruktionslinien zusammenfällt, wie in Fig. 9, 10 Taf. IX, wo xx und yy dieselbe geometrische Bedeutung wie in Fig. 1, 2, 3 haben, aber bezüglich des Längsschnittes so orientirt sind, dass hier der Parameter der

Parabeln die Längsachse des Wachsthums darstellt. Jedenfalls sind derartige Konstruktionen theoretisch möglich; ob sie wirklich vorkommen, lasse ich noch dahingestellt. Doch scheint es, dass Fig. 9 vielleicht dem Zellnetz junger Blätter von Sphagnum (Nägeli in Pflanzenphys. Unters. Heft I, Taf. IX) und Fig. 10 dem Flächenschnitt von Metzgeria furcata (Kny, Jahrb. f. wiss. Bot. IV, Taf. V) entspricht. — Wäre dieses Konstruktionssystem wirklich vorhanden, so würden die beiden Systeme der Konstruktionskurven jedes gleichzeitig den Namen von Peri- und Anticlinen tragen müssen, sie sind daher mit AA und $A'A'$ bezeichnet; bezüglich des rechten Blattrandes von Fig. 10 sind alle AA Anticlinen, bezüglich des linken Randes aber zugleich Periclinen und umgekehrt bei den $A'A'$. Verweilen wir noch einen Augenblick bei dieser wenn auch bezüglich ihres Vorkommens nicht zweifelfreien, doch möglichen Struktur eines Blattes, so bemerkt man (Fig. 9), dass das Bildungscentrum in diesem Falle an der Basis liegt; indem das Blatt wächst, bewegt sich sein Bildungscentrum so zu sagen nach dem Stengel hin, d. h. das Blatt wird aus dem Stengel hinausgeschoben, oder, wie man zu sagen pflegt, es wächst basipetal. Dies aber schliesst gar nicht aus, dass die Zelle am freien Ende des Blattes durch ihre Theilungen den Eindruck einer Scheitelzelle macht, was sie im gewöhnlichen Sinne des Wortes gar nicht ist. Wir hätten hier einen weiteren Fall, den die bisherige Auffassung der Scheitelzelle kaum zu erklären vermöchte. — Bei Fig. 10 fallen diese Bedenken weg, da hier, trotz der hypothetisch vorausgesetzten Struktur, doch die Scheitelzelle eine echte Scheitelzelle im gewöhnlichen Sinne des Sprachgebrauches ist (Taf. IX).

Bezeichnet man als Scheitel denjenigen Punkt, in welchem die verlängerte Wachsthumsachse die Oberfläche des Vegetationspunktes schneidet[1]), so leuchtet ein, dass der Scheitel gar nicht in die eigentliche Wachsthumsachse selbst zu fallen braucht, nämlich dann, wenn das Bildungscentrum (Focus) im Vegetationspunkt selbst liegt (wie in Fig. 1, 2, 3, 7, 8, 11, Taf. IX). Nach unserer Definition war die Achse der Weg, den das Bildungscentrum beschreibt; liegt aber, wie in diesen Fällen, der Scheitel über dem Bildungscentrum (dem Focus), so liegt er nicht auf diesem Wege selbst, sondern nur in der verlängert gedachten Richtung desselben.

Nach Alledem erhebt sich nun noch die Frage, was der Vegetationspunkt sei. Dass er nicht der Ort des raschesten Wachsthums ist, wurde oben zur Genüge erwiesen. Wohl aber ist der Vegetationspunkt eines Organes der Ausgangspunkt seiner Gestaltung und zugleich seiner Aussprossungen.

[1]) Die Erfahrung zeigt, dass dieser Punkt gewöhnlich der Ort der stärksten Krümmung der Umfangslinie des Längsschnittes ist; flacht sich der Scheitel ab, so haben wenigstens die ihm nächsten Anticlinen eine stärkere Krümmung als die entfernteren.

Verfolgt man die Konfiguration des inneren Baues von den älteren, differenzirten Gewebemassen aus bis zum Vegetationspunkt hinauf, so nimmt die Differenzirung und Selbständigkeit der Zellen und Gewebeschichten mehr und mehr ab, bis sie alle in dem indifferenten Urmeristem des Vegetationspunktes gewissermassen zusammenfliessen. Oder auch, aus dem Vegetationspunkt fliessen gewissermassen die sich differenzirenden Gewebe heraus, wie aus einer unerschöpflichen Quelle; aber die Quantität, welche das Urmeristem liefert, ist sehr gering; die Hauptmassenzunahme der Zellen findet statt, indem sie sich differenziren und aus dem Urmeristem herausgetreten sind, ein merkwürdiger, kaum mit irgend etwas sonst vergleichbarer Vorgang.

Aber aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes entstehen nicht nur die Gewebemassen desselben Organs, welches durch die Längsachse mit dem Vegetationspunkt verbunden ist, sondern auch neue Organanlagen, neue Auswüchse, die ihre eigene Wachsthumsachse haben, Auszweigungen, Sprossungen ähnlicher oder verschiedener Art, wie die des Mutterorgans.

Beachten wir nun die Thatsache, dass alle neuen Sprossungen mit ihren Vegetationspunkten aus früheren Vegetationspunkten abstammen, dass endlich der erste Vegetationspunkt, aus dem alle anderen (z. B. eines Baumes) abzuleiten sind, aus dem Urmeristem des Embryos oder doch der ersten Sprossanlage (bei Moosen und sonst) entstanden ist, so kommt man zu dem Resultat, dass alle Vegetationspunkte einer reichverzweigten Pflanze direkt aus dem Embryo abstammen, dass das Urmeristem am Ende der Sprosse eines Baumes ganz unmittelbar (d. h. ohne Vermittelung von Dauergewebe) aus dem Urmeristem des Embryos entstanden ist. Die Vegetationspunkte rücken von einander weg, sie stossen sich gewissermassen gegenseitig ab, indem ihre basalen Gewebetheile sich in differenzirte Gewebe verwandeln, welche lebhaft wachsen und dann Dauergewebe darstellen. Jeder Vegetationspunkt ist gewissermassen ein Ueberrest des Urmeristems, aus welchem sich die erste Sprossanlage einer Pflanze entwickelt. Durchlaufen wir in Gedanken rückwärts alle die Wege, welche die Vegetationspunkte eines Baumes beschrieben haben, so fliesen diese Wege nach und nach sämmtlich zusammen wie Bäche zu einem Hauptstrome; sie vereinigen sich im Hauptstamm, an dessen Basis (dem Wurzelhalse) der Punkt liegt, wo einst das Urmeristem des Embryos sich befand.

Durch diese Betrachtung gewinnt man auch eine richtige Unterscheidung der normalen und adventiven Sprossung, über welche sich die Schriftsteller noch immer nicht geeinigt haben. Sprossungen, welche sich aus irgend einem Vegetationspunkt entwickeln, sind normale, sie lassen sich alle als direkte Descendenz des embryonalen Anfangsgewebes der Pflanze auffassen. Gelegentlich aber können im Dauergewebe selbst neue Vegetationspunkte entstehen; diese sind dann adventive.

XI.

Ueber Zellenanordnung und Wachsthum.

1879.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. Bd. II, 1882. — Heft 2, 1879.)

Hierzu Tafel X.

Meiner früheren Abhandlung „Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen“ schliesst sich das hier Folgende ergänzend und weiter ausführend unmittelbar an. Besonders sind es zwei Punkte, zu deren Bereinigung das hier zu Sagende beitragen möchte. Erstens wollte ich zeigen, dass gewisse Fälle schiefwinkeliger Schneidung der Anti- und Periclinen nicht als Ausnahmen des Prinzips der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungswände zu betrachten sind, sondern eher zu seiner weiteren Begründung beitragen; und zweitens möchte ich noch einmal die Aufmerksamkeit auf das ursächliche Verhältniss zwischen Zelltheilung und Wachsthum lenken, da ich, im Gegensatz zu der jetzt herrschenden Meinung, das Wachsthum für eine Bedingung der Zelltheilung, nicht aber diese als die Ursache des Wachsthums betrachte, und weil das Prinzip von der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungswände dazu beiträgt, das wahre Kausalverhältniss klar zu legen.

Betreffs des ersten Punktes, der schiefwinkeligen Schneidungen von Anti- und Periclinen, hat mir die aufmerksame Betrachtung des Verlaufs der Markstrahlen im Holz das gewünschte Verständniss eröffnet, weshalb ich auch mit der Darlegung dieser Betrachtungen hier sogleich beginne.

§ 1. Verlauf der Markstrahlen durch die Jahrringe des Holzkörpers.

Es ist bekannt, dass, wenn ein aus einem Cambiumring entstandener Holzkörper auf dem Querschnitt genau konzentrische Jahrringe zeigt, die stärkeren Markstrahlen (Spiegelfasern) alsdann geradlinig und in genau radialer Richtung verlaufen, und jeder Botaniker weiss, dass die nächste Ursache

dieser Erscheinung in der Art und Weise liegt, wie die Zellen des Cambiumringes sich theilen, nämlich (auf dem Querschnitt gesehen) ausschliesslich durch Wände, welche entweder der Peripherie parallel sind oder auf ihr rechtwinkelig stehen, d. h. radiale Richtung haben. Dass die dadurch gegebene Anordnung der Holzelemente auf dem Querschnitt der cambialen Schicht auch im fertigen Holze so vollkommen erhalten bleibt, erklärt sich aus verschiedenen Ursachen; vor allem aus dem verhältnissmässig sehr geringen Wachsthum derselben, wodurch namhafte Störungen der ursprünglichen Anordnung ohnehin ausgeschlossen sind; andererseits aber auch aus der Vertheilung der Wachsthumsbedingungen, zumal des in tangentialer und radialer Richtung herrschenden Druckes, dem die wachsenden Holzelemente (im Querschnitt betrachtet) ausgesetzt sind. Diese Bedingungen der Erhaltung der ursprünglichen Anordnung werden aber sofort gestört, wenn einzelne Holzelemente, z. B. die Gefässe, unabhängig von den übrigen schon in der cambialen Zone ein lebhaftes Wachsthum erfahren. In diesem Falle werden die umgebenden andersartigen Bestandtheile des Gewebes bei Seite geschoben, der radiale Verlauf der Holzzellreihen gestört und ganz besonders auch die benachbarten sehr schmalen (nur mikroskopisch sichtbaren) Markstrahlen zu bogigem Verlauf gezwungen. Die mehrschichtigen dicken Markstrahlen jedoch geben nicht nach, sie werden durch das Wachsthum der Gefässröhren in ihrem Verlaufe radial nach aussen nicht oder doch nicht merklich gestört. Auf diese dickeren, in ihrem Verlaufe ungestörten Markstrahlen kommt es mir hier aber ausschliesslich an, da sie mit unbewaffnetem Auge sichtbar sind und die folgenden Betrachtungen einen freien Ueberblick über ganze umfangreiche Holzquerschnitte erheischen, was ja nur mit unbewaffnetem Auge erreichbar ist.

Was mich nämlich hier allein interessirt, ist der Verlauf der stärkeren Markstrahlen durch die aufeinanderfolgenden Jahrringe des Holzes. Bilden diese konzentrische Kreise und laufen jene genau radial, so ist dies die nothwendige Folge des im Cambium herrschenden Prinzips der rechtwinkeligen Schneidung der Wandrichtungen, worauf ich deshalb besonderen Werth lege, weil hier der Sachverhalt von jeher so aufgefasst worden ist und niemals Widerspruch erfahren hat. Es ist mir aber nicht bekannt, ob Jemand sich schon die Frage vorgelegt hat, wie denn die Markstrahlen dann verlaufen, wenn die Jahrringe nicht konzentrische Kreise bilden, sondern irgend beliebige Formen haben. Dieser Fall ist nämlich der gewöhnliche, denn der als typisch oben zuerst genannte Fall kommt verhältnissmässig nur selten vor; ganz gewöhnlich sind die Jahrringe auf verschiedenen Seiten des Holzkörpers sehr verschieden dick, ihre Umrisse sind nur selten Kreise, oft vielmehr oval oder elliptisch und noch öfter von ganz unbestimmter Form. Häufig sind sämmtliche Jahrringe auf derselben Seite des Markes am dünnsten, um nach der entgegengesetzten sich zu verdicken; nicht selten aber wechselt

der Ort des geringsten Zuwachses so, dass, wenn er z. B. für 10 Jahrringe auf der Ostseite liegt, er für die folgenden auf der Südseite oder Westseite liegen kann; ja es kommt vor, dass jeder Jahrring von ungleichmässiger Dicke sein Zuwachsminimum nach einer anderen Richtung kehrt.

Die Frage ist nun, wie verhalten sich in solchen Fällen die Markstrahlen? schneiden sie auch hier die Jahrringe rechtwinkelig? und wenn nicht, welche Abweichungen finden dann statt? Die entsprechenden Zelltheilungen finden ja immer im Cambium statt und die Anordnung der Holzelemente (Holz- und Markstrahlen) ist nur das fixirte Bild der Wechselbeziehungen zwischen Wachsthum und Theilungsrichtungen in der cambialen Zone. Dabei hat die Behandlung dieser Frage an den Holzquerschnitten einen ganz besonderen Vorzug vor den meisten Untersuchungen an Vegetationspunkten und anderen jüngsten Organen; während es bei diesen nach der herkömmlichen Anschauungsweise oft fraglich bleibt, wie das Wachsthum auf der gesehenen Schnittfläche vertheilt ist, da es meist an bestimmten Marken fehlt, es daher unmöglich ist, die Beziehungen zwischen Wachsthum und Theilungsrichtungen oder Zellenanordnung genau festzustellen, kann dagegen betreffs der Vertheilung des Wachsthums auf der Querschnittfläche eines Holzkörpers oder eines einzelnen Jahrringes niemals ein Zweifel entstehen. Von der Herbstgrenze eines vorjährigen Holzringes ausgehend, ist der ganze diesjährige Ring überall aus den Theilungen einer Cambiumzone entstanden, die ringsum demselben Modus folgen, und nur insofern sind Verschiedenheiten möglich, als das Wachsthum der cambialen Zone selbst an verschiedenen Orten der Peripherie stärker oder schwächer sein kann, und ob und in welchem Grade dies der Fall ist, zeigt der radiale Durchmesser des Jahrringes an der fraglichen Stelle.

Bevor ich nun auf die gestellte Frage näher eingehe, möchte ich zunächst noch in Kürze auf die nicht unwichtige Thatsache hinweisen, dass die bei dem Austrocknen des Holzes, zumal dickerer Klötze von nicht zu beträchtlicher Länge (etwa 5—10 cm) entstehenden Risse immer genau in der Richtung der Markstrahlen verlaufen, so dass diese, wenn auch dicht gedrängt, von den Rissen doch niemals durchbrochen werden, wobei zugleich noch der Umstand hervortritt, dass die ersten und stärksten (am weitesten klaffenden) Risse gewöhnlich auf der Seite des schwächsten Zuwachses entstehen, d. h. auf der Seite, wo alle Jahrringe am dünnsten sind. Dieses Verhalten kann zur Beurtheilung der molekularen Struktur des Holzes und ihrer Beziehung zum Wachsthum ebenso verwerthet werden, wie die Rissbildungen in den Stärkekörnern zur Beurtheilung ihrer Struktur von Nägeli verwendet worden sind. Doch erwähne ich die Thatsache nur, um darauf hinzuweisen, dass für meinen hier verfolgten Zweck statt der Markstrahlen selbst auch die durch Austrocknen entstandenen Risse benutzt werden könnten; sie durchsetzen die Jahrringe unter denselben Winkeln, wie die Markstrahlen,

und wenn diese zu fein und undeutlich sind, kann man ihren Verlauf aus dem der Risse erkennen.

Auf die oben gestellte Frage zurückkommend, lehrt nun die Beobachtung sehr zahlreicher Holzquerschnitte, dass für gewöhnlich, auch wenn die Holzringe sehr unregelmässig gewachsen sind, die Markstrahlen und Risse sie rechtwinkelig durchschneiden, dass diese also orthogonale Trajektorien jener sind. Ist jedoch die Dickenzunahme der Ringe nach einer Richtung hin eine sehr beträchtliche, so dass die Dicke der Ringe an der Seite des maximalen Zuwachses das Vielfache von der auf der Seite des minimalen beträgt, so kann die rechtwinkelige Schneidung eine Störung erfahren, aber so, dass diese einer bestimmten, vom Wachsthum abhängigen Regel unterliegt. Hierbei sind die sehr seltenen Fälle nicht in Betracht gezogen, wo Markstrahlen an der Grenze von Herbst- und Frühlingsholz plötzliche Knickungen erfahren, um dann in weiterem Verlaufe wieder der Regel zu folgen; solche Fälle sind offenbar auf plötzliche Störungen des Wachsthums zurückzuführen, deren genauere Untersuchung allerdings erwünscht wäre.

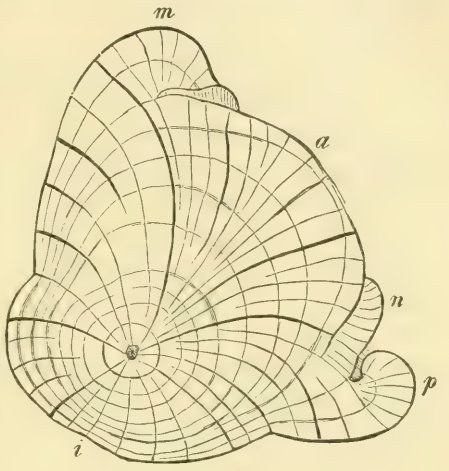


Fig. 114.

Querschnitt des Holzkörpers eines Astes von Prunus cerasifera, der vor zwei Jahren auf der Seite *a* entrindet worden war, wodurch bei *m*, *n*, *p* Ueberwallungen entstanden sind. Die dicken Linien, welche die Jahrringe vom Mark nach auswärts durchbrechen, sind Risse, durch Austrocknung entstanden; die dünneren gleichlaufenden Linien bedeuten einige der zahlreichen Markstrahlen.

Sind die Grenzen der Holzringe scharf und die Markstrahlen deutlich sichtbar, so kann man schon durch sorgfältige Betrachtung der Kreuzungsstellen beider sich überzeugen, dass die Durchschneidung eine wenigstens nahezu rechtwinkelige ist, auch wenn die Ringe in ihrem Verlauf um das Mark sehr verschiedene Dicke haben und die Markstrahlen in Folge davon nicht mehr geradlinig verlaufen, sondern Biegungen machen und bei sehr unregelmässiger Vertheilung der Dickenzuwachse sogar geschlängelt erscheinen. So wie bei Vegetationspunkten, Embryonen und anderen Meristemgebilden gewinnt man aber auch hier am einfachsten und raschesten die nothwendige Orientirung, wenn man rein schematische Bilder konstruirt, wo bei beliebiger Unregelmässigkeit der Jahrringe diese von rechtwinkelig schneidenden Linien durchsetzt werden; es fragt sich dann, ob die so konstruirten willkürlichen Bilder mit den an wirklichen Holzquerschnitten gesehenen übereinstimmen. Fig. 1 Taf. XI ist eine solche Konstruktion, für welche der sehr häufig vor-

kommende Fall, dass eine Anzahl von Holzringen ihre geringste Dicke auf der einen Seite (S), ihre grösste auf der entgegengesetzten Seite (N) haben, zu Grunde gelegt ist. Zur Vereinfachung ist dabei angenommen, dass (wie es auch wirklich annähernd vorkommt) die Holzringe von Kreisen begrenzt sind, die aber, um jener Forderung zu genügen, nothwendig excentrisch sein müssen. Auf der Linie SN sind die mit 1, 2, 3 . . . 7 bezeichneten Punkte die Mittelpunkte der Kreise I, II . . . VII, welche die Holzringgrenzen darstellen. Zieht man nun von dem im Mark liegenden Mittelpunkte 1 einige Radien (Markstrahlen), etwa in den Richtungen nach N, O, S, und in den zwischenliegenden Richtungen nach dem Kreise I hin, so treffen sie diesen rechtwinkelig. Legt man nun das Lineal an den Punkt 2 und an den Endpunkt des Radius bei a und zieht die Linie ab, so steht diese zwar ein wenig schief auf I, aber senkrecht auf II; legt man ferner das Lineal an die Punkte 3 und b und zieht die Linie bc, so steht diese wieder ein wenig schief auf II, aber rechtwinkelig auf III u. s. w. Man konstruirt auf diese Art den Markstrahl $abcdefg$, der die Kreise I, II . . . VII um so genauer rechtwinkelig schneidet, je näher die Centra 1, 2 . . . 7 aneinander liegen. Ist diese Konstruktion auch nicht absolut genau, so lässt sie sich doch der Forderung beliebig annähern und man gewinnt jedenfalls ein der rechtwinkeligen Schneidung von Holzringen und Markstrahlen hinreichend angenähertes Bild. Ein durchaus genaues Schema betreffs der rechtwinkeligen Schneidung würde man gewinnen, wenn man beliebige gerade Linien nach verschiedenen Richtungen hin divergiren lässt, aus den Durchschnittspunkten je zweier benachbarter Kreisbögen zieht, so dass diese sich zu einer kontinuirlichen Linie verbinden, die den Verlauf eines Markstrahles darstellt; für welchen nun die zugehörigen kreisförmigen (aber excentrischen) Holzringe leicht zu konstruiren sind, indem man die divergirenden geraden Linien als Tangenten an den Kreuzungsstellen von Markstrahl und Holzringen betrachtet. Diese allerdings umständliche, aber genaue Konstruktion ergiebt dieselben Bilder, wie sie durch die einfache oben beschriebene gewonnen worden. Es lässt sich aber auch ohne diese Konstruktion ganz allgemein zeigen, dass die orthogonal-trajektorischen Markstrahlen so, wie sie in Fig. 1 Taf. X dargestellt ist, ihre Konvexität jedesmal dem breiteren Theile der Holzringe (die nicht einmal kreisförmig zu sein brauchen), ihre Konkavität dem schmäleren zukehren müssen; man bemerkt leicht, dass in der citirten Figur alle rechtwinkelig schneidenden Markstrahlen nach S hin konkav, nach N hin konvex sind.

Einen etwas komplizirteren Fall zeigt Fig. 2 Taf. XI. Für die Holzringe I—V liegt das Zuwachsminimum nach n hin, für die folgenden VI bis IX aber nach S hin. Im Uebrigen ist die Konstruktion ganz wie bei Fig. 1 Taf. X durchgeführt: man bemerkt aber, dass mit der Veränderung des Wachsthums der Jahrringe auch die Krümmung der Strahlen sich ändert;

der Strahl *a b c d e* z. B. ist bis zum Kreise V konvex nach *S* hin, von dort aus wird sein Lauf *e f g h k* dagegen konkax nach *S* hin. Es leuchtet ein, dass, wenn man die Mittelpunkte der Kreise I—IX nicht in der Linie *S N* (bei 1—5, 6—9) liegen liesse, sondern dieselben ganz beliebig vertheilte, so würde der Strahl *a d k* eine entsprechende Schlängelung erfahren, an jedem Jahrringe aber seine Konvexität nach der dickeren Seite desselben hinkehren.

Es genügt für meinen Zweck, derartige Konstruktionen mit Hilfe von excentrischen Kreisen vorzunehmen, obgleich die wirklichen Jahrringe gewöhnlich anders geformt sind. Das Wesentliche und Uebereinstimmende mit diesen aber liegt darin, dass diese letzteren nach verschiedenen Richtungen hin an Dicke zu- oder abnehmen, was durch excentrische Kreise hinlänglich erreicht, wird. Vergleicht man nun mit den Bildern Fig. 1 und 2 Taf. X, welche durch Konstruktion mit rechtwinkeliger Schneidung der Ringe und Strahlen gewonnen sind, die hier in den Text gedruckten Abbildungen von Holzquerschnitten[1]), so erkennt man sofort (z. B. Fig. 114 p. 1129), dass auch hier sämmtliche Markstrahlen ihre Konkavitäten dem Orte des geringsten Zuwachses der Ringe zukehren, und ist die Form der letzteren so unregelmässig, dass, wie in Fig. 117 und 118, mehr als eine Stelle minimalen Zuwachses vorhanden ist, so richten sich auch die Krümmungen der Markstrahlen danach; jede Schwankung in der Dicke der Ringe findet ihren entsprechenden Ausdruck in einer andern Krümmung der Markstrahlen, wie es der Konstruktion nach sein muss. Diese Regel wird auch in solchen Fällen oft beibehalten, wo die Dickenzunahme der Jahreslagen nach der einen Seite hin eine ganz exorbitante ist; so z. B. bei Fig. 115, wo *r r* die Holzlagen, *s t* die Markstrahlen sind. Diese Figur repräsentirt nur einen kleinen Theil des senkrechten Querschnittes einer horizontal ausstreichenden Wurzel eines australischen Baumes (wahrscheinlich einer Myrtacee); der ganze Querschnitt war über 1 m hoch, die Wurzel glich einem auf der Kante stehenden hohen Brett von 9—10 cm Dicke; man muss sich oberhalb des Scheitels *a* immer wieder neue Holzlagen von der Form der in Fig. 115 dargestellten aufgelagert denken. Die Holzlagen keilen sich nach unten *(y)* bis zum Verschwinden aus, das organische Centrum derselben war an dem Querschnitt nicht vorhanden. Die Wurzel glich offenbar denen unserer alten Pyramidenpappeln, die ebenfalls zuweilen einige Fuss hoch über die Erde wie Gräten oder Leisten durch einseitiges Dickenwachsthum an der oberen Kante emporwachsen. Denkt man sich unsere Figur um ihre Mittellinie *a y* rotirt, so

[1]) Diese Bilder sind sehr getreu; es wurde auf die mit Glaspapier glattgeschliffene Querfläche des Holzes ein Stück Gelatinpapier gelegt; mit einer Nadel der Verlauf der Ringe und Strahlen und Spalten einradirt; diese Zeichnung sodann mit Bleistiftstaub eingerieben und auf Papier abgedruckt. Nach diesen Bildern wurden die Holzschnitte hergestellt.

beschreiben die Grenzen der Holzlagen mantelförmige, die Markstrahlen aber trichterförmige Flächen; das Ganze würde einen zapfenförmigen Körper darstellen, in welchen wir uns nur noch radiale Längswände eingesetzt zu denken brauchen, um ein Gebilde vor uns zu haben, welches dem Kappensystem einer Wurzelhaube oder eines Samenknospenkerns (Fig. 4 Taf. X) entspricht; ein Gebilde, dessen symmetrisch um die Achse vertheiltes Wachsthum nach dieser und dem Scheitel hin sich steigert und dessen Anticlinen deshalb nach dieser Seite ihre Konvexitäten wenden und fächerartig ausstrahlen. Ebenso tritt die Aehnlichkeit der Anordnung in Fig. 2 Taf. X. mit der des Längsschnittes durch einen Wurzelvegetationspunkt sofort hervor; der Theil $p\,n\,o$ (etwa bis zur Linie $W\,O$ hinab) repräsentirt den Verlauf der Peri- und Anticlinen des Vegetationspunktes (vergl. Fig. 11 Taf. IX), während die Partie $p\,p'\,N\,o'\,o\,n$ dem Bau der Wurzelhaube entspricht; an dem Holzquerschnitt Fig. 2 Taf. X ist die Linie $N\,n$ der geometrische Ort der Maximalzuwachse der Jahrringe, ihre Verlängerung abwärts giebt die Orte der minimalen Zuwachse der Ringe in die Dicke, wäre aber die obere Hälfte der Fig. 2, nämlich $W\,N\,O$ der Längsschnitt eines Wurzelendes, so wäre die Linie $N\,S$ die Längsachse desselben und die Figur würde jetzt bedeuten, dass innerhalb des Vegetationspunktes $p\,n\,o$ alle periclinen Schichten nach der Achse hin abnehmend, in der Haube $p\,p'\,N\,o'\,o$ aber alle periclinen Schichten nach der Achse hin zunehmend wachsen. Da es sich bei den Zellwandnetzen wesentlich nur um die Form des Umrisses und die rechtwinkelige Schneidung der Peri- und Anticlinen handelt, so erhält man eben Bilder, welche einander im Wesentlichen ähnlich sind, obgleich es sich das eine Mal um Querschnitte, das andere Mal um Längsschnitte handelt. Dies tritt auch wieder bei Betrachtung der Fig. 116 eines Querschnittes durch das Holz von

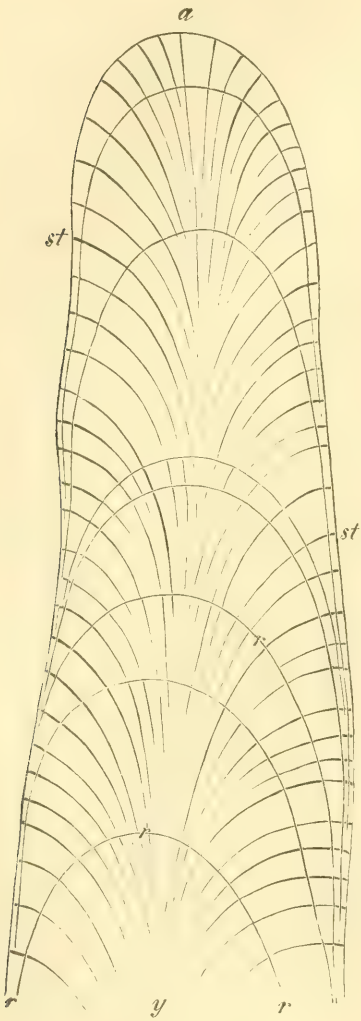


Fig. 115.
Einige Jahreslagen aus dem Querschnitt einer australischen Wurzel (s. Text).

Aristolochia Sipho hervor. Fig. 116 links ist nach einer Photographie, die ich De Bary verdanke, durchgepaust; rechts ist das Schema für die Markstrahlen und Holzlagen nach möglichst genauer rechtwinkeliger Schneidung gegeben. Da hier nun die inneren periclinen Schichten (Holzringe) zufällig nahezu Ellipsen sind, so giebt die rechtwinkelige Schneidung ein Bild, wie es z. B. die Fig. 100 *A*, *B*, *D*, *E* (p. 1089) von ganz anderen Organen repräsentirt. Selbst die ersten Zellwände eines Marsilia- oder Salvinia-Embryos, im optischen Medianschnitt gesehen, rufen dasselbe Bild mit geringen, in der abweichenden Umrissform begründeten Abweichungen hervor. Die ungemein charakteristischen Bilder der Zellhautnetze auf Längs- und Querschnitten der verschiedensten Organe kehren immer wieder, weil bei ähnlicher Form des Flächenumrisses in Folge der rechtwinkeligen Schneidung

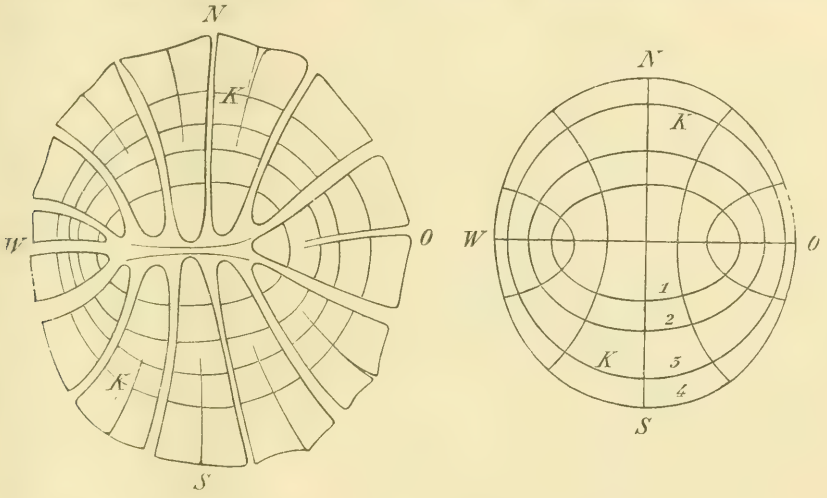


Fig. 116.

Links Querschnitt des Holzkörpers mit sehr dicken Markstrahlen von Aristolochia Sipho; nach einer vergrösserten Photographie. Rechts das Schema für den Verlauf der Strahlen bei rechtwinkeliger Schneidung mit den Holzringen, von denen 1 und 2 Ellipsen (gestreckt von *O* nach *W*), 3 ein Kreis (*K*) und 4 ein Oval gestreckt von *N* nach *S* ist.

der Wände nothwendig ähnliche Bilder entstehen müssen, ganz gleichgiltig, welche morphologische Bedeutung die verglichenen Dinge haben.

Nach den vorausgehenden Betrachtungen wird es kaum noch zweifelhaft sein, dass die Markstrahlen als orthogonale Trajektionen der Jahrringe zu betrachten sind. Die mikroskopische Beobachtung aber zeigt, dass der Richtung der Markstrahlen entsprechend auch die Holzzellen selbst (sofern nicht Störungen durch das Wachsthum der Gefässröhren bewirkt werden) radiale Reihen bilden und dass sie, den Jahrringen entsprechend, zugleich in peripherische Reihen geordnet sind. Von den meist ohnehin geringen Wandbrechungen abgesehen, erscheint daher der Querschnitt eines Holzkörpers

von festen Wänden durchzogen, von denen die einen, die periclinen, eine Schaar meist in sich geschlossener Kurven darstellen, die von anticlinen Wänden rechtwinkelig geschnitten werden. Der periodische Wechsel der Bildung von Frühlings- und Herbstholz bedingt es, dass man die Richtung der periclinen Wände an den Jahresgrenzen der Holzlagen auch mit unbewaffnetem Auge erkennt, die Bildung von Markstrahlen versinnlicht uns ebenso die Richtungen, welche die Anticlinen an verschiedenen Stellen des Holzkörpers einschlagen. Sind die Markstrahlen, wie es zuweilen geschieht, dem unbewaffneten Auge unkenntlich, so geben uns die durch Austrocknung entstehenden Risse die Richtung der anticlinen Wände des Holzkörpers an. Auch die Jahrringe können undeutlich sein, wie bei vielen tropischen Hölzern, bei denen man aber doch gewöhnlich pericline Schichtungen der Holzsubstanz hinreichend deutlich erkennt.

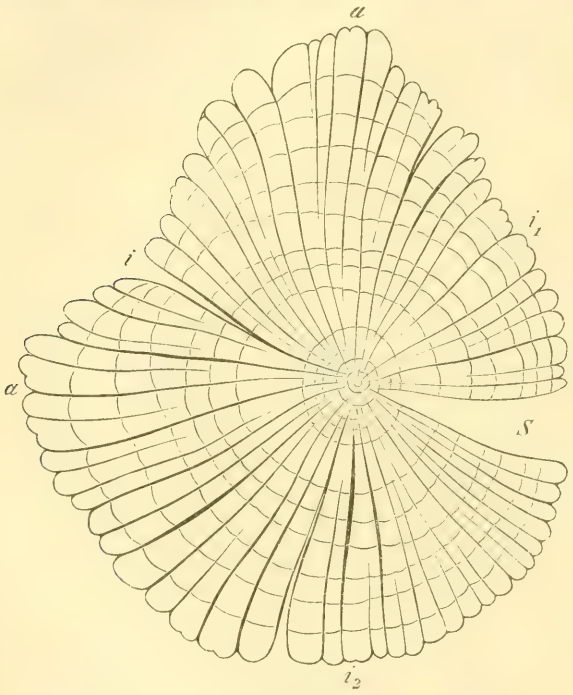


Fig. 117.
Stammquerschnitt von Casuarina equisetifolia; *aa* zwei Stellen maximalen, *i*, i_1, i_2 solche geringeren Zuwachses; *S* breiter Spalt durch Austrocknung entstanden.

Indessen wurde oben bereits kurz erwähnt, dass der Verlauf der Markstrahlen eine Veränderung erfahren kann, wenn die Jahrringe nach einer Seite hin vielmal dicker sind als an der Seite des minimalen Holzzuwachses. Ein recht klares Beispiel liefert der Holzquerschnitt eines Stammes von Tilia heterophylla in Fig. 118. Man bemerkt, dass die Markstrahlen zwar auch hier noch der Regel folgen, wonach sie sämmtlich ihre Konvexitäten nach demjenigen Radius hinwenden, auf welchem der stärkste Holzzuwachs stattfindet; man gewahrt dabei aber zugleich, dass die Krümmung der Strahlen eine zu geringe ist, die von ihnen beschriebenen Bögen sind zu flach, als dass sie die Jahrringe rechtwinkelig schneiden könnten; auch zeigt die genaue Betrachtung der Kreuzungsstellen von Herbstholzlagen und Markstrahlen, dass hier wirklich schiefe Winkel entstehen. Aber alle Strahlen verhalten

sich in dieser Beziehung gleichartig und folgen einer bestimmten Regel; die hier schiefwinkelige Schneidung kann leicht als eine Abänderung der typisch rechtwinkeligen erkannt werden; die Markstrahlen verhalten sich nämlich so, als ob sie ursprünglich orthogonale Trajektorien der Jahrringe gewesen, dann aber gegen die Linie stärksten Zuwachses hin zurückgebogen worden und in ihren Krümmungen abgeflacht wären. Zur näheren Erklärung diene Fig. 1 Taf. X, wo die mit *rrr* bezeichneten, ausgezogenen Linien den orthogonal trajektorischen Verlauf der Strahlen bedeuten, wie oben erklärt wurde; die mit *rrr* bezeichneten punktirten Linien geben dagegen den Verlauf der verschobenen Markstrahlen an; sie sind, wie man sieht, weniger gekrümmt, abgeflacht; es ist so, als ob die Markstrahlen elastische Stäbe wären, welche die durch die Linien *rrr* repräsentirte Form besässen, die man aber an ihren peripherischen Enden (bei *vv*) angefasst und dann gegen den Punkt *N* hin rückgebogen hätte.

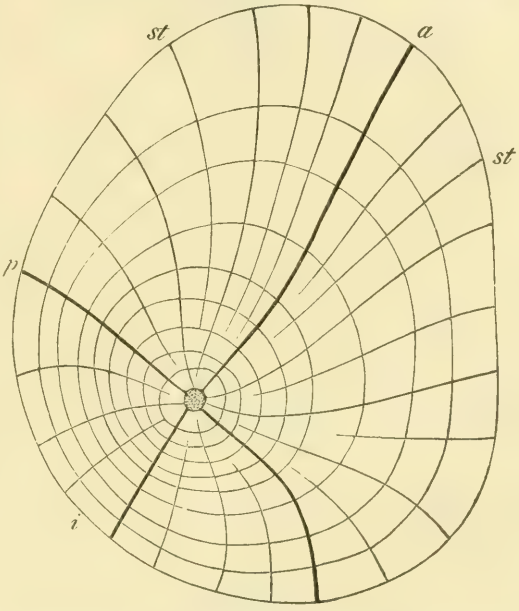


Fig. 118.
Stammquerschnitt von Tilia heterophylla; *a* Seite des maximalen, *i* des minimalen Zuwachses; *st* Markstrahlen; *p* Sprünge.

Es ist nun hervorzuheben, dass ich in allen Fällen, wo ich auf Holzquerschnitten schiefwinkelige Schneidung der Ringe und Strahlen wahrgenommen habe, dieselbe Regel bestätigt fand; niemals waren die Strahlen etwa nach dem Orte des stärksten Zuwachses konkav, sondern immer konvex, aber weniger als es die rechtwinkelige Schneidung verlangt. Es muss der Verschiebung der Strahlen also eine Ursache zu Grunde liegen, die mit der ungleichen Vertheilung des Wachsthums innerhalb eines jeden Jahrringes zusammenhängt; offenbar wird der im Cambium liegende jüngste Theil des Markstrahls schon hier nach der Seite des stärksten Zuwachses hinüber gedrängt, und wahrscheinlich deshalb, weil auf jener Seite die Widerstände, welche das allseitige Ausdehnungsstreben des Cambiums zu überwinden hat, geringer sind, als auf der andern Seite.

Eine willkommene Bestätigung findet diese Ansicht in dem Verlauf der Markstrahlen solcher Holzringe, welche in Folge partieller Entrindung (also

einseitiger Druckverminderung) Ueberwallungswülste bilden. Die hier nebenstehende Fig. 119, ein Querschnitt eines Astes von Ailanthus glandulosa, zeigt bei *m n* und bei *p q* solche Ueberwallungen; die Holzmasse macht an diesen Stellen den Eindruck, als ob sie über die Wundfläche als dicker Teig hingeflossen oder hinübergedrückt worden wäre und die in ihr liegenden Markstrahlen mit sich fortgezogen hätte. Dasselbe Verhalten findet man in Fig. 114 (p. 1129) an den Ueberwallungswülsten *m*, *n*, *p* eines Prunus-Astes und Gleiches habe ich in vielen anderen Fällen beobachtet.

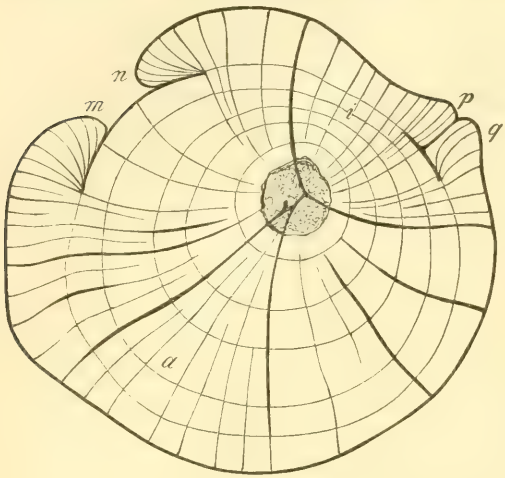


Fig. 119.

Astquerschnitt von Ailanthus glandulosa; *a* Seite der maximalen Holzzuwachse, *i* die der minimalen, *m n* und *p q* Ueberwallungswülste des letzten Jahrrings an Stellen, wo Rindenstreifen abgerissen waren. Die feineren Strahlen sind Markstrahlen, die dicken sind Sprünge.

Jedenfalls lässt sich aus diesen Erfahrungen der Satz ableiten, dass im Holzkörper (oder eigentlich in der cambialen Zone desselben) die anticlinen Wände nach dem Orte des stärksten Wachsthums hin oder von dem Orte des geringsten Zuwachses weggebogen werden und zwar so, dass ihre Krümmung dahin abgeflacht, die rechtwinkelige Schneidung in eine schiefwinkelige verschoben wird.

In dieser Fassung kann der Satz nun auch ohne Weiteres auf Vegetationspunkte angewendet werden. Wie ich schon früher (p. 1070) hervorhob, kommt es besonders bei sehr dicken Wurzelenden vor, dass die auf dem Längsschnitt sichtbaren Peri- und Anticlinen einander nicht rechtwinkelig schneiden; in allen mir bekannten Fällen verhalten sich dabei die Anticlinen so, wie die Markstrahlen der Holzquerschnitte; ihre Krümmungen sind zu flach, es ist, als ob sie von dem Scheitel, dem Orte des schwächsten Wachsthums, weg- und zurückgebogen worden wären und so, wie bei den Holzquerschnitten, tritt die Erscheinung nur bei solchen Wurzellängsschnitten auf, wo die periclinen Schichten vom Scheitel aus nach hinten sehr rasch an Dicke zunehmen. Um die Thatsache richtig aufzufassen, denke man, Fig. 8 auf Tafel IX sei der Vegetationspunkt einer Wurzel, deren pericline Schichten nach rückwärts sich rasch verbreitern; in Folge dessen würden die Anticlinen eine zu flache Krümmung haben, um die Schichten rechtwinkelig zu schneiden; die Uebereinstimmung mit dem Verhalten eines

Holzquerschnittes würde dann sofort einleuchten, wenn man sich die Periclinen in Fig. 8 (Taf. IX) rückwärts so fortgesetzt dächte, dass sie geschlossene Kurven bilden, wie die Jahrringe in Fig. 1 Taf. X, die Längsachse der Wurzelspitze würde dann der Linie *NS*, der Querachse des Holzes, entsprechen.

Es wird nun Aufgabe weiterer Forschung sein, festzustellen, ob auch in anderen Fällen, wo in Meristemgebilden schiefe Schneidung der anti- und periclinen Wände beobachtet wird, die hier geltend gemachte Auffassung beizubehalten ist. Theoretisch ist so viel klar, dass die rechtwinkelige Schneidung der Theilungswände nicht nur durch nachträgliches Wachsthum verschoben werden kann, sondern dass unter Umständen schon während der Theilung Kräfte in Aktion treten können, welche die Richtung der neu entstehenden Wände von ihrer normalen ablenken; denn die rechtwinkelige Schneidung selbst muss ja auf mechanischen Ursachen beruhen, die natürlich durch gelegentlich zur Geltung kommende andere mechanische Einflüsse modifizirt werden können; und solche Ursachen lassen sich ausser der oben beleuchteten noch manche andere denken. Statt aus den unzähligen Fällen, wo das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung gilt, einige wenige herauszuklauben, die ihm scheinbar widersprechen, sollte man sich lieber bemühen, nachzuweisen, ob diese letzteren überhaupt als Ausnahmen zu betrachten oder nicht vielmehr auf die allgemeine Regel zurückzuführen sind; zu Letzterem gehört freilich sorgfältiges Nachdenken, welches ich in den Einwendungen von Kienitz-Gerloff (Bot. Zeitg. 1878, p. 58) leider vermisse.

§ 2. Das Causalverhältniss von Wachsthum und Zelltheilung

wird, wie die gesammte Litteratur über Zelltheilungsfolgen an Vegetationspunkten, Embryonen u. dgl. deutlich zeigt, bisher so aufgefasst, dass man die Zelltheilungen überhaupt für eine der wesentlichsten Ursachen des Wachsthums hält, indem man aus der Art der Zelltheilungen die Art und Vertheilung des Wachsthums ableitet. Diese Auffassung ist aber eine unrichtige; Wachsthum der verschiedensten Art kann ohne Zelltheilungen stattfinden, und wo die letzteren dem Wachsthum folgen, da hängt die Form des Zellnetzes, die Anordnung der Zellen ganz wesentlich von der Vertheilung und Art des Wachsthums ab und zwar so, dass durch das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung der Wände die Anordnung der Zellen innerhalb gewisser Grenzen bestimmt ist, sobald die durch das Wachsthum bewirkte Form und Formänderung bekannt ist. Ebenso hängt es nur von dem durch die specifische Natur eines Pflanzentheils bestimmten Wachsthum ab, ob er einen oder mehrere Vegetationspunkte besitzt, d. h. solche Orte, wo die Pflanzensubstanz den embryonalen Charakter beibehält; nicht aber davon, ob an solchen Stellen Zelltheilungen stattfinden. Ich habe diese Auffassung schon in meiner ersten Abhandlung in den Vordergrund gestellt, möchte hier aber noch einmal darauf zurückkommen.

Man wird nicht wohl bestreiten können, dass die wachsenden Sprossenden des Stammes von Caulerpa, Vaucheria, Bryopsis, Mucor und anderen Coeloblasten im weitesten Sinn für diese Pflanzen dieselbe Bedeutung haben, wie die zelligen Vegetationspunkte für die Florideen, Moose und Gefässpflanzen; da jene Pflanzen überhaupt nur zum Zweck der Fortpflanzung theilweise in Zellen zerfallen, nicht aber während des Wachsens durch Wände gefächert werden[1]), so unterbleibt dies eben auch in ihren Vegetationspunkten, die deshalb nicht weniger dieselbe Rolle spielen, wie die Vegetationspunkte cellulärer Pflanzen. Ebenso wird man die aus einem Bündel nicht cellulärer, ungegliederter Schläuche bestehenden Sprossenden von Codium tomentosum als Vegetationspunkte in demselben Sinne bezeichnen dürfen , wie die aus gegliederten Pilzfäden bestehenden Sprossenden der Strauchflechten, z. B. der Usneen; sie haben für das Wachsthum und die morphologische Gliederung eben dieselbe Bedeutung wie die Vegetationspunkte der eigentlich cellulären Pflanzen, deren sämmtliche Zellen als Abkömmlinge einer Scheitelzelle oder doch wenigstens des Urmeristems am Scheitel zu erkennen sind. Die Sphacelarien leiten uns hinüber zu den Pflanzen mit gewöhnlicher Gewebebildung. Bei ihnen entspricht die grosse sogenannte Scheitelzelle nicht nur dem Vegetationspunkt, sondern dem ganzen wachsenden Spross-Ende höherer Pflanzen, da Geyler[2]) gezeigt hat, dass die von jener „Scheitelzelle" abgelegten Gliederzellen weder in die Länge noch in die Dicke wachsen; der ganze wachsende Theil dieser Pflanzen ist also nicht cellulär, erst in den älteren nicht mehr wachsenden Partien des Sprosses vollziehen sich die zahlreichen Theilungen, diese werden cellulär, obgleich sie nicht mehr wachsen; ein schönes Beispiel der gänzlichen Unabhängigkeit des Wachsthums von den Zelltheilungen bei Pflanzen, die doch zu letzteren befähigt sind. Diese Fächerung des Raums durch Wände, wie es Hofmeister nannte, erfolgt bei anderen Kryptogamen, denen der Sprachgebrauch Scheitelzellen zuschreibt, dagegen schon sehr nahe am Scheitel des Vegetationspunktes[3]), entweder so, dass der Scheitelraum durch mehrere grössere Zellkammern eingenommen ist, wie bei Fucus (Rosta-

[1]) Es wäre gewiss besser, die Siphoneen als nicht celluläre Pflanzen zu bezeichnen, statt zu sagen, sie seien einzellig; durch ihr nicht von Zelltheilung begleitetes Wachsthum unterscheiden sie sich sehr wesentlich von den Desmidieen, Bacillariaceen u. a., deren Wachsthum von rhythmisch wiederholten Zelltheilungen begleitet wird, worauf die so entstandenen Zellen als einzellige Pflanzen für sich leben oder auch zeitweilig verbunden bleiben können (Sachs in phys.-med. Ges. zu Würzburg. 23. November 1878).

[2]) Geyler, Jahrb. für wiss. Bot. IV. 486.

[3]) Nach dem hier angedeuteten Gedankengange erscheint die Scheitelzelle des Sprachgebrauchs nicht nur als eine Lücke im cellulären Bau dieser Pflanzen, sondern man erkennt auch, dass diese Lücke, phylogenetisch betrachtet, ein Ueberrest des nicht cellulären Baues der Coeloblasten ist; dieser Rest schwindet erst bei den Phanerogamen, wo der celluläre Bau lückenlos bis zum Scheitel reicht.

finski) und in der Wurzelspitze der Marattiaceen, oder und zwar gewöhnlich so, dass nur eine einzige von ein, zwei oder drei Anticlinen eingefasste ungefächerte Lücke übrig bleibt, die man als Scheitelzelle bezeichnet. In diesen Fällen, bei manchen Algen, Charen, Moosen, Equiseten, Farnen, Rhizocarpen und Selaginellen beginnt die Fächerung des von der Scheitelzelle eingenommenen Raumes mit der Bildung von anticlinen Wänden, durch welche die „Segmente" abgeschnitten werden; erst in diesen treten auch pericline und radiale Wände auf, durch welche der gekammerte Raum des Vegetationspunktes zugleich eine peripherische Schichtung resp. radiale Reihen gewinnt, die aber hier nicht bis zum Scheitel reichen. Bei den genannten Pflanzen wird dies schon im Embryo eingeleitet, wo nach der Theilung desselben in Quadranten oder Oktanten, in einem derselben (dem langsamst wachsenden) die zunächst entstehenden Wände den vorausgehenden parallele Anticlinen sind, wodurch die erste sich segmentirende Scheitelzelle gebildet wird, während die rascher wachsenden Theile des Embryos schon pericline Wände bilden. Der Embryo der Phanerogamen dagegen wird in seiner ganzen Masse, nachdem die Quadranten- und Oktantentheilung vorüber ist, durch Peri- und Anticlinen zerklüftet und schon hier die Schichtung angelegt, welche in dem langsamst wachsenden Theile, dem Vegetationspunkt, hinfort erhalten bleibt; in diesem erfolgen die weiteren Theilungen bis zum Scheitel hin immerfort durch anti- und pericline und radiale Wände; wenn dabei zuweilen am Scheitel einzelne dieser Wände ausbleiben, so kann man auch hier von einer Scheitelzelle reden, die aber für den ganzen Wachsthumsmodus keine weitere Bedeutung hat.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, dass der Unterschied, der sich in dem Vorhandensein einer Scheitelzelle bei vielen Kryptogamen und dem geschichteten Bau des Vegetationspunktes der Phanerogamen ausspricht, auch so bezeichnet werden kann, dass bei jenen dem Wachsthum des Scheitels zunächst nur anticline Theilungswände folgen, während bei diesen von vorneherein anticline und pericline (und radiale) Wände auch im Scheitel des Vegetationspunktes vorhanden sind und mit fortschreitendem Wachsthum desselben immer wieder eingeschaltet werden. Dies ist der nüchterne Ausdruck der Thatsache, während die bisherige Auffassung der Scheitelzelle und ihrer Segmente auf Grund des sinnlichen Eindrucks dieselbe allzusehr in den Vordergrund der Betrachtung stellt, wobei dann unbegreiflich bleibt, warum mit dem Formwechsel des Scheitels die Scheitelzelle verschwindet (Farnprothallien) oder bald zwei-, bald drei-, bald vierreihige Segmentirung erfährt, wie bei Selaginella[1]), während gerade solche Vorkommnisse bei meiner Auffassung der Sache als eine einfache Folge veränderter Form des Vegetationspunktes und des Prinzips der rechtwinkeligen Schneidung bei verlangsamter Periclinenbildung am Scheitel, sich leicht erklären lassen.

1) Treub, Sellaginella Martensii. Leyden 1877.

Wenn die einfache Nebeneinanderstellung der bekanntesten Thatsachen, wie sie hier versucht wurde, lehrt, dass die Vergrösserung und Gestaltung der Vegetationspunkte und ihrer Aussprossungen nicht von der Zelltheilung abhängt, dass diese sich vielmehr nach jener und dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung richtet, so erscheint andrerseits auch das Vorhandensein von Vegetationspunkten selbst nur als eine besondere, freilich sehr häufig vorkommende Form der Vertheilung des Wachsthums. Wie ich am Schluss meiner ersten Abhandlung andeutete, sind die Vegetationspunkte trotz ihres sehr langsamen Wachsthums doch von grosser Wichtigkeit, weil in ihnen das ursprüngliche embryonale Gewebe sich beständig regenerirt; durch ihr Vorhandensein ist für künftige Neubildung von Organen gesorgt; wo eine solche jedoch ausserhalb des Bildungsplanes (sit venia verbo) liegt, da verwandelt sich eben das gesammte ursprüngliche Embryonalgewebe in Dauergewebe und es bleibt kein Vegetationspunkt übrig; so ist es z. B. bei den jungen Lebermoosfrüchten, die, da sie keinen Vegetationspunkt haben, auch keine Scheitelzelle besitzen; auch die Früchte der Angiospermen sind hier zu erwähnen; wenn sich z. B. der nussgrosse Fruchtknoten einer Cucurbita zu einem zentnerschweren Kürbis entwickelt, so findet dieses ausgiebige Wachsthum ohne Vermittlung eines Vegetationspunktes, aber doch unter vielfach wiederholter Zelltheilung statt, und ähnlich verhalten sich viele Blätter, während andere wie die mancher Farne (Pteris aquilina) lange Zeit mit Vegetationspunkten fortwachsen, um erst zuletzt ganz in Dauergewebe überzugehen; das sind allbekannte Dinge, die ich nur anführe, um zu zeigen, dass ausgiebiges Wachsthum mit sehr ausgiebiger Zelltheilung auch ohne Vegetationspunkte stattfindet. Und Entsprechendes finden wir auch wieder unter den nicht cellulären Pflanzen, z. B. bei Acetabularia bezüglich des Schirms.

Die vorausgehenden, z. Th. kritisirenden Betrachtungen verfolgen den Zweck, den Begriff „Wachsthum“ soweit zu klären, dass er einer wissenschaftlichen Behandlung mehr als bisher zugänglich wird. Es ist gewiss rathsam dem Worte die bisher übliche doppelte Bedeutung zu belassen, in welcher es einerseits die Volumenzunahme, andrerseits die Gestaltveränderung der Organe bedeutet; denn beides hängt so innig zusammen, dass es als zusammengehörig auch seinen sprachlichen Ausdruck finden sollte, ebenso wie man bei dem Wachsthum der Krystalle nicht nur an ihre Vergrösserung, sondern auch an ihre Gestalt denkt. Ist nun das Wachsthum in diesem Sinne das wichtigste und gewiss auch schwierigste Problem der Botanik, so wird es nützlich sein, das ihm Wesentliche, sich überall geltend Machende in den Vordergrund zu stellen und die nur sekundär damit verbundenen Erscheinungen auch als solche zu behandeln. Zu diesen sekundären Erscheinungen aber rechne ich vor allem die Zellbildungen im wachsenden Organ; ebenso die Thatsache, dass ein Organ mit oder ohne Vegetations-

punkt wachsen kann. Dass Volumenzunahme und Gestaltung (also Wachsthum) ohne Zellbildungen im Innern in allen wesentlichen Momenten gerade so stattfindet, wie mit diesen, zeigen die Siphoneen zur Genüge. Tritt nun bei der grossen Mehrzahl der Pflanzen in den wachsenden Theilen Zerklüftung des inneren Raumes durch Zelltheilungen auf, so wird man also in diesen nicht die Ursache des Wachsthums zu suchen haben: das Cellulär-Werden des Innenraumes ist dann eben eine Erscheinung für sich, deren Ursache wir ebensowenig kennen, wie die des Wachsthums selbst, die aber nach dem Gesagten nothwendig dem Wachsthum untergeordnet sein muss. Die Art und Weise aber, wie sich die Zerklüftung des Innenraumes eines wachsenden Organs durch Zelltheilungen dem Wachsthum des Ganzen anschliesst, wird wenigstens zum Theil durch das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung beleuchtet. Die Vorgänge im Vegetationspunkt zelliger Pflanzen werden durchsichtiger, sie werden als Causalreihe aufgefasst, wenn wir von den Gestalt- und Volumenänderungen des Organs als von dem primär Gegebenen ausgehen und nun zeigen können, dass, wenn überhaupt Zellbildung erfolgt, diese der gegebenen Form des Organs, also dem Wachsthum nach einer bestimmten allgemeinen Regel sich anschmiegt, und diese Regel ist durch das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungsflächen so vollständig gegeben, das in vielen einfacheren Fällen (bei der Theilung von cylindrischen Fäden, dem Randwachsthum von Scheiben, den ersten Theilungen von Embryonen u. s. w.) nur die Form des Organs bekannt zu sein braucht, um das Zellnetz in dasselbe hineinkonstruiren zu können. In komplizirteren Fällen freilich müssen dazu noch weitere Anhaltspunkte gegeben sein, da sich einstweilen z. B. nicht entscheiden lässt, warum bei den Kryptogamen im Vegetationspunkt zuerst immer nur Anticlinen entstehen, während bei den Phanerogamen Anti- und Periclinen (und Radialwände) bis in den Scheitelraum lückenlos hinaufreichen. Betrachtet man diesen Unterschied jedoch als gegeben, so kann man mit Hilfe des Prinzips der rechtwinkeligen Schneidung in einen Vegetationspunkt von bestimmter Form das Zellnetz eintragen, ohne dabei wesentliche Verstösse gegen die Natur zu machen; die bisher so sehr betonte Zeitfolge in der Entstehung der verschiedenen Wandstücke ergiebt sich freilich nicht aus dem Prinzip, aber sie ist auch, soweit es sich nicht um den oben genannten Unterschied phanerogamer und kryptogamer Organe handelt, von untergeordneter Bedeutung, da alle neueren Beobachter immer wieder hervorheben, dass an Embryonen und in anderen Fällen die zeitliche Reihenfolge der einander rechtwinkelig aufgesetzten Wände bei derselben Species keine konstante sei, ein Beweis, dass die räumliche Anordnung das wesentliche, die zeitliche Entstehungsfolge das unwesentliche ist. Unter diesem Gesichtspunkt erscheint dann auch der Unterschied zwischen Vegetationspunkten mit und solchen ohne Scheitelzelle als ein unwesent-

licher, denn denken wir uns die zeitliche Reihenfolge der Wände in einem Vegetationspunkt mit Scheitelzelle (etwa bei Equiseten) verändert, entstünden im Raume der Scheitelzelle schon, anstatt erst in den Segmenten pericline und radiale Wände, so würde der Vegetationspunkt das Ansehen eines geschichteten phanerogamen Scheitels annehmen; etwas Aehnliches geschieht ja bei älteren Farnprothallien nach Kny und Bauke wirklich.

§ 3. Anwendungen auf speziellere Fälle.

Bei Meristemkörpern mit geschichtetem Bau, d. h. mit vollständig entwickelten Periclinen findet man vorwiegend zwei typische Formen von Zellwandnetzen: 1. solche, wo sämmtliche Schichten gegen die gemeinsame Symmetrieachse hin, von der sie rechtwinkelig geschnitten werden, an Dicke abnehmen, wie z. B. bei allen geschichteten Vegetationspunkten (vergl. das Schema Fig. 5 *A*, Taf. X) von Thallomen, Sprossen und Wurzeln; und 2. solche, wo umgekehrt alle Schichten nach der gemeinsamen Wachsthumsachse hin an Dicke zunehmen, wie in dem Schema Fig. 4 *B*, Taf. X. Aus der in § 1 entwickelten Regel ergiebt sich, dass nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung im ersten Falle alle Anticlinen ihre Konkavitäten der Symmetrieachse scheitelwärts zukehren müssen (Schema Fig. 5, Taf. X), während im zweiten Falle (Schema 4, Taf. X) alle Anticlinen ihre Konvexitäten der Achse scheitelwärts zukehren. — Diese charakteristischen Zellhautnetze verdanken ihr eigenthümliches Gepräge ganz allein der Verschiedenheit des Wachsthums, denn die ihm entsprechende Zelltheilung richtet sich allein nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung und ist in beiden Fällen ganz gleichartig von diesem beherrscht. Im Schema 5 *A* (Taf. X) wachsen alle Schichten, welche durch die Periclinen 1, 2, 3, 4, 5 begrenzt sind, um so weniger in die Dicke, je mehr sie sich der Achse und dem Scheitel nähern; sie verhalten sich ganz ähnlich, wie die Jahrringe eines Holzquerschnitts auf der Seite des geringsten Zuwachses, wie in Fig. 2, Taf. X in der Region *pno*; so wie hier die orthogonal trajektorischen Markstrahlen sich der Achse der jährlichen schwächsten Zuwachse (Verlängerung von *Nn* abwärts) konkav zuneigen, so kehren auch die Anticlinen in Fig. 5, Taf. X unter *A* ihre Konkavität der gemeinsamen Symmetrieachse zu; diese ist hier zugleich die Längsachse des Organs, bei Fig. 2 dagegen ein Querdurchmesser desselben, was, wie schon oben gezeigt wurde, für die Form des Zellhautnetzes gleichgiltig ist. Ebenso lassen sich die nach der Symmetrieachse hin an Dicke zunehmenden Schichten des Schemas Fig. 4 *B* mit den an dem Holzquerdurchschnitt Fig. 1 (Taf. X) nach der Linie 1 *N* hin an Dicke zunehmenden Holzlagen vergleichen; wie hier alle orthogonal trajektorischen Markstrahlen ihre Konvexität der Achse des stärksten Dickenzuwachses zukehren, so auch bei Fig. 4 *B*, obgleich auch diese letztere

einen Längsschnitt darstellen soll, etwa den eines jungen Knospenkerns einer Samenknospe.

Ich habe auf diese beiden Wachsthumstypen meristematischer Gebilde schon in meiner ersten Abhandlung hingewiesen, und da ich dort immer von solchen Schematen ausging, welche mit Hilfe der Kegelschnitte konstruirt waren, so bezeichnete ich die dem ersten Typus entsprechenden Zellhautnetze als „konfokale“ die dem zweiten entsprechenden aber als „koaxiale“. Ich wünschte nicht, dass diese beiden Bezeichnungen in die Nomenklatur aufgenommen würden, da sie nur auf bestimmte Fälle passen. Das oben hervorgehobene allgemein Charakteristische der beiden Typen ist nicht an den Umstand gebunden, ob die Peri- und Anticlinen zufällig konfokale Parabeln, Ellipsen und Hyperbeln sind, sondern es tritt ganz unabhäng davon überall da hervor, wo Schichten nach ihrer Symmetrieachse hin schmaler oder dicker werden. Es wird bei der weiteren Ausbildung dieses Theils der Wachsthumstheorie gewiss erwünscht sein, die beiden Typen durch besondere Benennungen zu unterscheiden; einstweilen will ich den ersten Typus als „gewöhnliche Schichtung“, den zweiten als „Kappenschichtung“ bezeichnen, letzteres mit Rücksicht darauf, dass man den entsprechenden Bau der meisten Wurzelhauben längst als „Kappenbildung“ bezeichnet.

Da dauernd thätige, zumal vorwiegend dem Längenwachsthum der Achsen dienende Vegetationspunkte die gewöhnliche Schichtung zeigen (Fig. 5, Taf. X bei *A*), so ist es nicht ohne Interesse, sich zu fragen, wie diese Form der Schichtung ursprünglich zu Stande kommt. Versucht man, sich dies schematisch klar zu machen, und wo möglich zunächst an einem recht einfachen Falle, wie er durch Fig. 5, Taf. X versinnlicht ist, wo *B* und *C* zwei Entwicklungsstadien sekundärer, aus *A* hervorwachsender Vegetationspunkte bedeuten sollen, so ergiebt sich, dass in frühesten Stadien der Entstehung eines neuen Vegetationspunkts nothwendig zuerst eine Kappenbildung eintreten muss, wie in Fig. 5 bei *C*. Der neue Vegetationspunkt, dessen Wachsthumsachse *cc* nothwendig die vorhandenen periclinen Schichten quer durchsetzen muss, kann unter den hier obwaltenden Bedingungen eben nur dadurch entstehen, dass diese Schichten selbst hier stärker als sonst in die Dicke wachsen und demzufolge sich hier spalten; so z. B. die Schicht II durch die Pericline *xx*, die Schicht III durch die Pericline *yy*. Dabei müssen die diese Partien begrenzenden Anticlinen nothwendig fächerartig auseinandergebogen werden so, dass sie der neuen Wachsthumsachse *cc* ihre Konvexitäten zukehren, wie die Figur bei *ab* erkennen lässt. Es leuchtet aber ein, dass, wenn die Schicht II, da wo sie von der Achse *cc* geschnitten wird, sich nicht oder nur langsam verdickt, dagegen entfernt von der Achse *cc* stärker an Dicke zunimmt, während die Schicht III vorwiegend in Richtung der Achse *cc* wächst, dass dann der neue Vegetationspunkt *C* die Form *D* (Fig. 5, Taf. X) annehmen kann, wo die gewöhnliche Schichtung sich be-

reits hergestellt hat. Vielleicht deutlicher wird die Sache durch das Schema Fig. 6 *AB*, Taf. X, wo angenommen ist, dass in *A* die den Schichten *op*, *pq*, eines Vegetationspunkts angehörenden Zellen I, II, welche von den Anticlinen 1, 2 eingefasst sind, einen neuen Vegetationspunkt erzeugen sollen, dessen Scheitel bei *S* liegt, dessen Wachsthumsachse *bS* wäre. Damit die hier in *A* angedeutete Kappenbildung in die gewöhnliche Schichtung mit zur Achse *bS* scheitelwärts konkav gekrümmten Anticlinen übergehe, muss die Zelle I in Richtung der neuen Achse *bS* sich verlängern, die Zelle II dagegen da, wo sie von der Achse *bS* geschnitten wird, sehr wenig wachsen, von dort aus aber gegen die Anticlinen 1 1, 2 2 hin sich rasch verdicken. Die so aus Zelle II entstandene Schicht des Vegetationspunktes *S* spaltet sich nun in 2, 3 und mehr Schichten (die punktirten Linien), welche gegen die Periclinen 1 1, 2 2 hin dicker, gegen *S* hin dünner sind; demzufolge müssen die neu auftretenden Anticlinen ihre Konkavitäten dem Scheitel *S* zuwenden (in Fig. *B*).

Es leuchtet auch hier wieder sehr deutlich ein, dass es keinen Sinn hat, mit Hofmeister zu sagen, die Theilungen im neuen Vegetationspunkt ständen senkrecht auf der neuen Wachsthumsrichtung, das Wachsthum findet ja, von der Achse *bS* (Fig. 6) oder der Achse *cc* (Fig. 5) ausgehend nach allen Richtungen hin statt; auf welcher von diesen Richtungen stehen denn nun die Theilungen senkrecht? Oder soll etwa die neue Wachsthumsachse die Wachsthumsrichtung sein? Dann stehen eben die allermeisten Wände auf ihr nicht senkrecht. Ich meine demnach, dass der „Grundgedanke", von dem ich ausgehe, ein ganz wesentlich anderer sei, als der Hofmeister's, nicht aber, wie Hegelmaier[1]) sagt, mit diesem „übereinkommt". Hegelmaier scheint sich hier durch die „rechten Winkel" haben irre führen zu lassen, es kommt aber darauf an, was denn rechtwinkelig aufeinander steht, eine nicht existirende s. g. Wachsthumsrichtung auf den Theilungswänden, wie Hofmeister glaubte, oder aber die Wände unter sich, die mit der fingirten Wachsthumsrichtung gar nichts zu thun haben, wie ich behaupte.

Versucht man es, wie ich gethan habe, die Entstehung neuer Vegetationspunkte mit „gewöhnlicher Schichtung" und mit konkav zur Achse gekehrten Anticlinen, durch Konstruktionen unter Zugrundelegung des oft genannten Prinzips sich klar zu machen, so kommt man immer wieder zu der Nöthigung, einen innern Gewebekern, wie III in Fig. 5 oder I in Fig. 6, von einem äusseren Mantel (wie II in Fig. 5 und II in Fig. 6) zu unterscheiden, wobei es ganz gleichgiltig ist, ob etwa, wie hier angenommen, eine äussere Schicht (Epidermis) einfach mit Flächenwachsthum mitwächst, oder sich an der Mantelbildung betheiligt. Es wird so nothwendig der Grund

[1]) Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen dikotyler Keime. Stuttgart 1878, p. 193. Anmerkung.

gelegt zu einem axilen Strange, der von einer Rindenschicht umgeben ist; wie sich jeder dieser Theile ausbildet, hängt ganz von den Umständen ab. Es leuchtet aber aus solchen rein theoretischen Konstruktionen ein, warum die entsprechenden Zellhautnetze der Autoren gerade die von ihnen gesehene Form und keine andere haben. Unter den trefflich gezeichneten Zellhautnetzen phanerogamer Vegetationspunkte und ihrer Auszweigungen bei Warming (Recherches sur la ramification des phanérogames 1872) vergleiche man mit dem vorhin Gesagten z. B. Taf. I Fig. 4, 5, 9 — Taf. III Fig. 3, 4, 12 — Taf. IV Fig. 6, 10 — Taf. VI Fig. 1—4, Fig. 20 — Taf. IX Fig. 2, 13, 15 und andere. Man findet hier überall die erste Anlage neuer Vegetationspunkte durch Verdickung gewisser Schichten des alten eingeleitet und dem entsprechend eine Andeutung von Kappenbildung, die aber bald in gewöhnliche Schichtung übergeht, wobei ein Gewebekern und ein Mantel um diesen in der oben dargestellten Weise zum Vorschein kommt, weil dies überhaupt nicht anders sein kann.

Ganz anders, wenn die Zellenschichten in derselben Art zu wachsen fortfahren, wie sie angefangen haben, wenn also die Kappenbildung mit dem Wachsthum fortschreitet. In diesem Falle kann unter Umständen allerdings ebenfalls ein axiler Strang von einem Gewebemantel umgeben erscheinen, wie in dem Schema Fig. 4 *B* Taf. X, es hängt aber von Nebenumständen ab, ob es geschieht. Bei dem citirten Schema z. B. ist zu diesem Zweck angenommen, dass die beiden Schichten *aa—bb* in *A* zwischen den Anticlinen 1 1—2 2 am stärksten, von da nach rechts und links abnehmend in die Dicke gewachsen seien, so dass die Wachsthumsachse in die Zellen zwischen 1 1—2 2 fällt; in diesem Falle können die mit Sternchen bezeichneten Zellen eine axile Reihe bilden, die sich aber nach dem Scheitel hin verbreitert. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Spaltungen der beiden Schichten *a b* in diesem Falle von der Achse aus beginnend nach rechts und links fortschreiten und dass die eingeschalteten neuen Periclinen rückwärts vom Scheitel nur soweit vordringen, als es die specifische Zellengrösse und die annähernd isodiametrische Form des Urmeristems verlangt.

Es scheint, dass diejenige Form des Wachsthums, welche nothwendig mit Kappenbildung verbunden ist, bei den Phanerogamen vorwiegend auf lokale Gewebewucherungen beschränkt bleibt, wie es die Wurzelhauben ja in eminentem Sinne wirklich sind. In diese Kategorie kann man aber auch wenigstens in vielen Fällen die Bildung des Knospenkerns der Samenknospen rechnen; bei ihnen ist eine der Kappenbildung entsprechende Zellenanordnung offenbar sehr häufig, vielleicht allgemein und vor der Ausbildung des Embryosackes oft deutlich zu sehen; schon unter den älteren Abbildungen Hofmeister's finden sich solche, die dieses Verhalten des Knospenkerns erkennen lassen, auch ich habe es in verschiedenen Fällen gesehen und

Warming's neuere Bilder zeigen es ebenfalls sehr deutlich[1]). Der Embryosack entsteht aus den Zellen des axilen Stranges.

Auch die Pollensäcke der Antheren sind lokale Wucherungen mit Kappenbildung; ihrer Gesammtform entsprechend aber zeigen sie das entsprechende Zellhautnetz nur auf dem Querschnitt und die Kappenbildung beschränkt sich nur auf 3—4 Schichten, wie in unserem Schema Fig. 3 Taf. X, welches in ganz idealer Form die zwei Loculamente einer Antherenhälfte darstellt, während der dem Konnketiv entsprechende Gewebetheil weggelassen ist. Es ist angenommen, dass sich nur die beiden äusseren Schichten *a b* in *A* des Antherengewebes an der Bildung der Loculamente betheiligen und zwar so, dass *b* als äusserste Schicht nur in die Fläche wächst, um dem Dickenwachsthum von *a* zu folgen, welches an zwei Stellen ein maximales ist, entsprechend den zu bildenden zwei Loculamenten. Nach den Abbildungen Warming's scheint kaum zweifelhaft, dass die innerste aus der Schicht *a* entstehende Kappe, welche ihre Anticlinen in die äusseren hinein fortsetzt, die Urmutterzellen des Pollens erzeugt; in unserem Schema die mit Sternchen bezeichneten Räume. Ich verweise hier auf folgende Figuren in Warming's „Pollenbildende Phyllome und Kaulome" (Hanstein's bot. Abhandlung Bd. II) Taf. 1 Fig. 6, 15, 16 — Taf. 2 Fig. 8, 14, 16 — Taf. 3 Fig. 5, 9, 15.

Die in § 2 im Allgemeinen betonte Bedeutung des Vegetationspunktes für das Wachsthum möchte ich hier noch an einem Schema beispielsweise näher beleuchten. Unsere Fig. 7, 8, 9 Taf. X sollen das, was ich hier zu sagen wünsche, verdeutlichen. Bei der Konstruktion derselben wollte ich einerseits alles weglassen, was nicht unmittelbar zu meinem Thema gehört; andererseits aber wollte ich die Figuren auch nicht ganz willkürlich komponiren, und so wurden den Figuren 7 und 8 die von Kny für Osmunda[2]) regalis gegebenen Bilder, unserer Fig. 9 aber die von Bauke[3]) geschilderten Verhältnisse des Prothalliums von Aneimia Phyllitidis und Mohria zu Grunde gelegt; die Abweichungen, die ich mir gegenüber den genannten Originalen erlaubt habe, treffen Nebendinge, die für meine theoretischen Folgerungen bedeutungslos sind und die Klarheit der Auffassung nur stören würden[4]).

[1]) z. B. Warming, Ramific. des phanérogames Taf. X. Fig. 20, 26 und: „de l'ovule" (Ann. des sc. nat. 6te série. Thl. V.) Taf. 7 Fig. 9, 18, 20. — Taf. 8 Fig. 21. — Taf. 9 Fig. 6. — Taf. 10 Fig. 25, 26.

[2]) Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. Taf. 1.

[3]) ibid. Bd. XI. Taf. 38—41.

[4]) Die beiden Figuren 8 und 9 sind betreffs ihrer durch ausgezogene Linien angedeuteten Zellwände auf das Schema Fig. 7 reduzirt, um den Gedankengang schärfer zu präcisiren; Fig. 9 weicht in dieser Beziehung daher erheblich von dem Original ab.

Ich nehme nun an, unsere Fig. 7 Taf. X stelle einen Jugendzustand eines Prothalliums dar, aus welchem sich entweder das der äusseren Form nach symmetrische Prothallium Fig. 8 oder das unsymmetrische Fig. 9 entwickeln kann. In Fig. 7 sind die Längswand *o o* und die anticlinen Wände 1 1′, 2 2′, 3 3′, 4 4′ entstanden; in den von ihnen begrenzten Segmenten haben sich bereits Periclinen und sekundäre Anticlinen gebildet; dagegen sind in den von den Anticlinen 4—0 und 4′—0 umklammerten Zellen zunächst die abwechselnd entgegengesetzten Anticlinen 5, 6, 7 und 5′, 6′ entstanden; auf diese Art sind, dem herkömmlichen Sprachgebrauch entsprechend, zwei Scheitelzellen *r* und *r′* vorhanden. Wollten wir uns denken, die zwischen 5 0 5′ liegenden Zellen wüchsen jetzt stärker als die Scheitelzellen *r r′* und ihre Segmente, diese aber führen fort langsam zu wachsen und Segmente zu bilden, so würde offenbar eine Dichotomie entstehen, zwei gleichwachsende Sprosse aus dem Prothallium. Wir nehmen jedoch mit Anlehnung an die wirklichen Vorkommnisse bei Osmunda an, dass sich aus Fig. 7 die Fig. 8 entwickelt habe und zwar so, dass die rechtwinkeligen Schneidungen der bereits in Fig. 7 vorhandenen Wände beibehalten wurden, so dass uns die von ihnen (den ausgezogenen starken und schwachen Linien) begrenzten Räume als Marken dienen, nach denen wir das relative Wachsthum jedes Gewebetheils beurtheilen können. Da dieses ein sehr verschiedenes ist, so sind auch in diesen Räumen die neu entstandenen Wandzüge (punktirte Linien) verschieden häufig und verschieden gerichtet; die Zahlen in Fig. 8 geben dieselben primären Anticlinen an, wie in Fig. 7.

Suchen wir uns nun darüber klar zu werden, was hier in Folge des Wachsthums geschehen ist. Man bemerkt, dass die Längswand nach rechts bei Seite gedrängt ist, weil das Wachsthum links von ihr ein viel beträchtlicheres war als rechts. In Fig. 7 sind die Räume, welche von den Anticlinen 4—0 eingeschlossen sind, dem zwischen 4′—0 liegenden gleich; in Fig. 8 ist der erstere viel grösser als der letztere. Fassen wir die beiden dunkelschraffirten Segmente besonders ins Auge, so tritt der Unterschied besonders lebhaft hervor; das Segment 4—6 ist jetzt (in Fig. 8) wenigstens viermal so gross als das Segment 4′—6′; noch auffallender ist die Grössendifferenz zwischen den beiden nach unten benachbarten Segmenten 3—4 links und 3′—4′ rechts. Das Wachsthum des Prothalliums hat aus der symmetrischen Form Fig. 7 die ebenfalls symmetrische Form Fig. 8 erzeugt, aber die einzelnen Zellen und Gewebetheile haben sich an diesem Wachsthum also sehr verschieden und unsymmetrisch betheiligt. Es würde zu den sonderbarsten Konsequenzen führen, wollte man annehmen, das Wachsthum des Ganzen werde so ausgeführt, dass jede einzelne Zelle ganz unbekümmert um die anderen wüchse und doch genau die Grösse und Form erreichte, wie sie dem neuen Zustande Fig. 8 entspricht. Viel erklärlicher wird das Verhalten z. B. der beiden schraffirten Segmente, wenn man sie

als untergeordnete Theile des Ganzen betrachtet, in welchem Kräfte thätig sind, die sich an die vorhandenen Zellengrenzen nicht weiter kehren[1]). — In diesem Falle der Unterordnung befinden sich nun auch die beiden Scheitelzellen r r' von Fig. 7 bei dem Uebergang in Fig. 8. Man sieht, dass r' viel stärker gewachsen ist als r; dabei hat es aber unserer Annahme gemäss seinen Charakter als Scheitelzelle, den Charakter embryonalen Gewebes verloren; es ist in Dauergewebe umgewandelt, weil es stark gewachsen ist. Dagegen ist r (links), eben weil es an dem Orte des schwächsten Wachsthum liegt, wie die Einbuchtung ohne Weiteres zeigt, in seinem embryonalen Zustand geblieben, es hat durch Einschaltung einer Anticline ein Segment gebildet, seine Volumenzunahme ist aber viel geringer als die der älteren Segmente. Aber eben dieses geringe Wachsthum, der Umstand, dass r am Orte des geringsten Wachsthums liegt, erhält ihm einstweilen den embryonalen Charakter des Vegetationspunktes. Schreitet das Wachsthum aber weiter fort, so kann dieser auch ihm verloren gehen; das „Scheitelwachsthum hört dann ganz auf. Die Rolle der Scheitelzelle ist, wie man sieht, bei diesen Vorgängen eine äusserst bescheidene; sie kommt bei der Umwandlung von Fig. 7 in Fig. 8 kaum in Betracht; ja dieselbe Form Fig. 8 wäre erreicht worden, wenn r gar nicht gewachsen wäre. Warum schreibt man nun dieser Scheitelzelle r eine so grosse Bedeutung zu, wenn es sich um die Untersuchung des Wachsthums derartiger Gebilde handelt? Ich möchte fast glauben, es ist in diesem Falle nur die auffallende Form derselben und die Lagerung ihrer Segmente. Aber thatsächlich reduzirt sich die Sache darauf, dass bei r sowie bei r' entgegengesetzt geneigte Anticlinen entstanden sind. Der weitere Verlauf zeigt, dass dies für das Wachsthum sehr gleichgiltig ist, denn r' verschwindet in dem Dauergewebe, weil es an einer stark wachsenden Stelle liegt, und r bleibt Scheitelzelle, weil es an der schwächst wachsenden liegt. Behält nun aber r nebst seinen jüngsten Segmenten zudem noch längere Zeit den embryonalen Charakter, so ist ihm damit allerdings eine besondere Bedeutung gesichert. Diese letztere hängt nun aber nicht an der Thatsache, dass die Scheitelzelle gerade diese Form Fig. 7 besass, denn, wie Fig. 9 zeigt, braucht nur das Gesammtwachsthum ein anderes zu sein, so geht auch r wie vorher r' in Dauergewebe

[1]) Ich denke, diese einfache Betrachtung, so wie überhaupt die auf der rechtwinkeligen Schneidung der Wände beruhende Anordnung der Zellen im Meristem genügt vollkommen, um den von Hofmeister zuerst aufgestellten Satz (Lehre von der Pflanzenzelle p. 133) „Die Wachsthumsvorgänge eines Vegetationspunktes in seiner Gesammtheit sind das Ursächliche und Bestimmende, das Wachsthum und somit die Theilung, Form und Anordnung seiner Zellen das Abgeleitete und Bedingte" zu beweisen. Die gänzlich nichtssagende, z. Th. auf falsche Beobachtung gegründete, überhaupt nicht anschauliche Beweisführung Hofmeister's ist wohl die Ursache, dass seit den 11 Jahren, wo er ihn aufstellte, Niemand davon Gebrauch gemacht hat.

über und ein Vegetationspunkt bildet sich unabhängig davon an anderer Stelle, wenn diese letztere den Ort des schwächsten Wachsthum bezeichnet. Den Originalen entsprechend zeigt unsere Fig. 9, wie sish r, und r' in Folge des Wachsthums in Dauergewebe umgewandelt haben; dagegen ist bei V eine Stelle minimalen oder ganz sistirten Wachsthums; hier behalten die Zellen den embryonalen Charakter und bilden einen neuen Vegetationspunkt. Dass nun auch hier eine von zwei einander ihre Konkavitäten zukehrenden Anticlinen umgrenzte Scheitelzelle nachträglich zu Stande kommen kann (3—V), wird wohl auf denselben Ursachen beruhen, wie die entsprechende Bildung v—v' bei Fig. 7.

Mit der bisher geltenden Art und Weise, das Wachsthum aus den Vegetationspunkten und der Segmentirung der Scheitelzellen ableiten zu wollen, kommt man über die einfache Beschreibung des Gesehenen nicht hinaus; legt man dagegen das Gesammtwachsthum eines Organs als eine (wenn auch unerklärte) Thatsache zu Grunde, so lässt sich die Reihe der weiteren Vorgänge auf eine Causalkette zurückführen, in der Weise, dass die Theilungen (bei cellulären Pflanzen), als durch das Wachsthum veranlasst, dem Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung gehorchend auftreten; dass ebenso die Bildung, Wachsthum, Untergang und Neubildung von Vegetationspunkten als Folgen der Vertheilung des Wachsthums sich darstellen. Ich glaube, die weitere Forschung wird diesen Weg einzuschlagen haben, nachdem die bisherige Behandlung der Sache zwar ein sehr werthvolles Material angehäuft, aber keinerlei Licht in den causalen Zusammenhang der Dinge geworfen hat.

Würzburg, 2. Dezbr. 1878.

XLI.

Energiden und Zellen.

1892.

(Aus: „Flora“ oder allgemeine botanische Zeitung 1892.)

Da es sich hier nur um eine vorläufige Mittheilung handelt, so sei es gestattet, ohne Einleitung, sogleich in medias res einzutreten und zu sagen, was ich mir unter einer Energide denke und warum ich es für nützlich halte, diesen Begriff in die Zellenlehre einzuführen.

Unter einer Energide denke ich mir einen einzelnen Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma, so zwar, dass ein Kern und das ihn umgebende Protoplasma als ein Ganzes zu denken sind und dieses Ganze ist eine organische Einheit, sowohl im morphologischen wie im physiologischen Sinne.

Bekanntlich ist ein kleiner Klumpen Protoplasma ohne Kern nicht wachsthums- und nicht gestaltungsfähig; noch weniger ist dies ein Kern ohne Protoplasma; beide gehören zusammen und erst in ihrer Vereinigung sind sie das Elementargebilde, aus welchem sich die Organismen aufbauen.

Den Namen Energide wähle ich, um damit die Haupteigenschaft dieses Gebildes zu bezeichnen: dass es nämlich innere Thatkraft, oder wenn man will: Lebenskraft besitzt. Wenn sich die Energide in zwei theilt, so verdoppelt sich die Lebensenergie, nachdem sich die Energide vorher durch Ernährung verstärkt hat.

Man wird nun wahrscheinlich sagen: das ist ja dasselbe, was man eine Zelle nennt. Das ist jedoch nicht der Fall, denn es lässt sich leicht zeigen, dass eine Zelle etwas anderes ist.

Bekanntlich enthalten lange Bast- und Milchröhren, die doch zu den Zellen gerechnet werden, mehrere, oft sehr viele Kerne, welche in dem Protoplasma mehr oder minder regelmässig vertheilt sind; grosse Parenchymzellen von Phanerogamen (z. B. von Tradescantia) verhalten sich ähnlich und Schmitz, dem wir die Kenntniss dieser mehrkernigen Zellen vorzugsweise

verdanken, hat gezeigt, dass dieselben bei den Algen und Pilzen sehr häufig vorkommen und darauf hingewiesen, dass es vorwiegend die grossen Zellen sind, welche mehrere oder viele Kerne enthalten, und dass sich in anfangs kleinen und einkernigen Zellen, wenn sie gross werden, die Kerne mit dem Wachsthum vermehren. Auffallend grosse Zellen, wie viele Embryosäcke und die sog. einzelligen Pflanzen, zumal die Siphoneen, enthalten sehr viele Kerne.

Diese Thatsachen weisen darauf hin, dass zu einem gewissen minimalen Quantum von Protoplasma auch ein Zellkern gehört und dass, wenn das Protoplasmaquantum sich vermehrt, auch mehrere Zellkerne nöthig sind, seine Energie zu unterstützen.

Wo die Lebensverhältnisse es gestatten, da sammelt sich um einen Kern das zugehörige Quantum Protoplasma und die so gebildete Energide wird frei, bildet eine Amöbe, eine Schwärmspore u. dgl. Eine Zellhaut braucht nicht zu entstehen, die Energide bleibt nackt. Dies geschieht aber nicht immer: in den Vegetationspunkten (besonders der Muscineen und Gefässpflanzen) wird mit jeder Zelltheilung ebenfalls um je einen Kern ein Quantum Protoplasma angesammelt und scharf abgegrenzt, aber hier wird auch sofort eine wenn auch sehr dünne Zellhaut um jede Energide gebildet und so entsteht aus und mit dem Energidensystem ein System von Zellen, d. h. von geschlossenen Kammern.

Aber die Energiden brauchen sich nicht so scharf von einander abzugrenzen, dass man ihre Grenzlinien direkt in dem Protoplasma sieht; die Kerne liegen dann in einem scheinbar homogenen Protoplasma angeordnet in den vielkernigen Zellen; so ist es bei den Siphonocladien und Siphoneen, den vielkernigen Mucorschläuchen und Milchröhren und in den Pollenkörnern der Angiospermen. Aber in anderen Fällen, wo zahlreiche Kerne im Protoplasma vertheilt sind, theilt sich dieses selbst später in Portionen, derart, dass zu jedem Kern ein Theil des Protoplasmas gehört und aus jeder solchen Energide wird also eine Zelle; so in den Embryosäcken bei der Endospermbildung und in den Zoosporangien der Saprolegnien.

Man könnte nun abermals sagen, das sei eine alte Geschichte, nur in anderen Worten erzählt. Das ist es auch, aber eben auf die anderen Worte kommt es an, denn es handelt sich um die wissenschaftliche Sprache, die mit der wissenschaftlichen Vorstellung übereinstimmen soll.

Zunächst zeigt die vorstehende Darstellung, dass in einer Pflanzenzelle nicht nur, wie man sagt, mehrere Kerne, sondern, besser ausgedrückt, mehrere Energiden enthalten sein können; dass in einer sog. einzelligen Pflanze viele Energiden wohnen, dass im Allgemeinen mit der Grösse einer Zelle die Zahl der Energiden in ihr zunimmt, dass aber auch die einzelne Energide für sich frei leben kann, ohne von einer Zellhaut oder Zelle umgeben zu sein, wie es bei Schwärmsporen geschieht. Nach Schmitz enthält die grosse Schwärm-

spore der Vaucherien zahlreiche Kerne, sie besteht also ihrer Grösse entsprechend aus zahlreichen Energiden.

Bei den aus gewöhnlichem Zellgewebe bestehenden Pflanzen ist jede Zelle von einer Energide bewohnt; werden aber einzelne Zellen sehr gross, so entstehen in ihr zahlreiche Energiden.

Zum Begriff der Energide gehört also die Zellhaut nicht; die Sache liegt vielmehr so, dass jede einzelne Energide sich mit einer Zellhaut umgeben kann, oder aber mehrere Energiden zusammen bilden eine Zellhaut, wie z. B. eine keimende Schwärmspore von Vaucheria (nach Schmitz), oder mit dem Wachsthum einer Zellkammer, die anfangs nur eine Energide enthielt, vermehrt sich auch die Zahl der Energiden in ihr (Embryosäcke, Milchzellen).

Ich gebe nun gerne zu, dass das Wort Energide vielleicht auch jetzt noch entbehrlich ist; man hat sich ja bisher mit der alten Nomenklatur durchgeholfen; dass diese aber ihre grossen Schattenseiten besitzt, wird man auch mir zugeben.

Zunächst gewährt der Begriff Energide insofern einen Vortheil, als durch ihn eine wirkliche Einheit als Grundlage für den Aufbau des Organismus gewonnen ist: ein Kern mit dem zu ihm gehörigen, von ihm beherrschten Protoplasma; das ist eine sehr einfache Einheit, von der jede Darstellung des inneren Baues der Pflanze sowie des Thieres ausgehen kann. Der Begriff: Zelle erscheint bei den Pflanzen somit als ein sekundärer, womit viel Schwierigkeiten beseitigt werden. Zum Begriff der Pflanzenzelle gehört meiner Ansicht nach durchaus die Zellhaut; die Pflanzenzelle ist der Behälter einer oder mehrerer Energiden.

Bekanntlich besteht der allergrösste Theil des Körpers einer älteren, grossen Pflanze, zumal eines Baumes, aus todten Zellen, d. h. aus blossen Zellhäuten (Kork, Kernholz, alter Bast, Samenschalen u. s. w.). Die Energiden, welche diesen Theil des Zellwandgerüstes aufgebaut haben, sind verschwunden, mit ihnen die Lebensenergie, während derjenige Theil des Zellgerüstes, in welchem noch Energiden enthalten sind, lebendig ist, seine Energie bewahrt hat. Ich lege Werth darauf, dass das Wort Energide sofort auf Energie, d. h. auf Leben hindeutet, was bei dem Wort Zelle nicht der Fall ist. Bekanntlich ist das Wort Zelle als Terminus technicus der Botanik nur historisch zu verstehen, insofern Robert Hooke 1667 die innere Konfiguration des Korkes und der Holzkohle eine zellige, im Sinn einer Bienenwabe, nannte. Auch die Zootomie hat später dieses unglückliche Wort aufgegriffen und für die Elementartheile des thierischen Organismus verwendet, obgleich es dort noch weniger Sinn hatte, als bei den Pflanzen. — In den 40er Jahren erkannten die Botaniker, dass das Wesentliche der Pflanzenzelle nicht ihr Gehäuse, sondern ihr Inhalt, wie wir jetzt sagen, das Protoplasma mit dem Kern ist, und so unterschied man Zelle und Zellinhalt. Damit aber kam

man sprachlich ins Gedränge, denn nun musste man sagen, eine Schwärmspore, eine Amöbe, eine Oosphäre u. s. w. ist eigentlich eine Zelle, was ungefähr so klingt, wie wenn Robert Hooke gesagt hätte, die fliegende Biene ist eigentlich die wahre Bienenzelle, die aus Wachs bestehende Zelle ist blosses Gehäuse.

Geradezu peinlich wird die Nomenklatur mit dem jetzigen Wort und Begriff Zelle, wenn man genöthigt ist, vor einem Zuhörerkreise zum ersten Male die elementare Zusammensetzung der Pflanzen darzulegen; ich thue dies seit 35 Jahren und fühle jährlich mehr, wie hinderlich das Wort Zelle in seiner gegenwärtigen Anwendung für das Verständniss ist; man muss sich sogar hüten einen Kandidaten zu fragen, was eine Zelle ist, denn das Wort hat keinen Sinn: eine leere Holzfaser ist ja nach herrschendem Sprachgebrauch ebenso eine Zelle, wie ein Embryosack mit jungem Endosperm und wie eine Amöbe oder Schwärmspore oder selbst eine ganze Caulerpa.

Mit Befriedigung habe ich in der Litteratur mich überzeugt, mit welcher Gewissenhaftigkeit die Astronomen, Physiker, besonders aber die Krystallographen und Chemiker ihre Nomenklatur behandeln und sie dem jeweiligen Stand ihrer wissenschaftlichen Erkenntniss anpassen; dagegen beginnt die Wissenschaft von den lebendigen Dingen mit einem Wort, welches vor mehr als 200 Jahren in Folge eines Irrthums entstanden und dann beibehalten worden ist: dem Wort Zelle.

Durch Einführung des Wortes und Begriffs: Energide würde nun dem Uebel ein Ende gemacht und, wie ich glaube, auch eine tiefere und richtigere Auffassung dessen angebahnt, was man als die sichtbare Grundlage des Lebens bezeichnen darf, wogegen das Wort Zelle in der Botanik nur noch für die Zellwand oder auch für diese sammt dem Inhalt zu verwenden wäre. Will man von dem festen, zelligen Bau des Pflanzenkörpers reden, so empfiehlt sich der Ausdruck Wandgerüst oder auch Zellengerüst. Das Wandgerüst, durch welches sich die Pflanze so wesentlich vom Thier unterscheidet, wird von den Energiden gebaut; das leuchtet auch dem Anfänger und dem Laien ein.

Ich glaube, so wie mir, wird es vielen Anderen gegangen sein, wenn sie hörten und lasen, dass die Eikugeln eines Fucus oder gar die durch Theilung entstandenen Protoplasmakugeln (Furchungskugeln) innerhalb eines Hundeeies Zellen genannt werden. Wort und Sache sind einander so fremd als möglich; wäre es nicht viel passender gerade in solchen Fällen das Wort Energide zu brauchen?

Die Phytotomen und Zootomen haben auch schon längst gefühlt wie misslich der Gebrauch der Wortes Zelle in seiner Anwendung auf so ganz verschiedene Dinge ist. Man hat daher die Ausdrücke Zellenleib (Brücke), Protoplast und viele andere zur Bezeichnung des lebendigen Inhalts der Pflanzelle vorgeschlagen. Aber der Zellenleib einer einkernigen Gewebezelle ist doch wieder sehr verschieden von dem Inhalt einer vielkernigen Siphonee,

oder soll man sagen, die Vaucheria oder die Caulerpa enthält in ihrer Haut (Zellhaut) viele Zellenleiber, um den wahren Sachverhalt zu bezeichnen? — ich sage da einfach: die gewöhnliche Gewebezelle enthält eine, der Siphoneenschlauch viele Energiden.

Das Wort Protoplast ist zur Bezeichnung des Zellinhaltes auch nicht recht passend; enthält z. B. eine mit zwei Kernen versehene Pollenzelle einen oder zwei Protoplasten? Die Pollenzelle der Gymnospermen enthält 2—3 wirkliche Zellen, weil ihre 2—3 Energiden Häute bilden; bei denen der Angiospermen bleiben die Häute weg; ich sage daher: die Pollenkörner der Angiospermen, sowie die der Gymnospermen, bilden in sich 2—3 Energiden, jene ohne, diese mit Zellhaut, und ich denke, das klingt nicht nur besser, sondern es giebt auch den Sachverhalt richtig wieder; wie soll man das mit dem Worte Protoplast ausdrücken?

In einer inhaltsreichen Abhandlung über die Zellkerne der Thallophyten (Sitzungsber. der niederrh. Ges. Bonn, 4. Aug. 1879, S. 6 des Sep.-Abdr.) sagt Schmitz, dass er meine früher für die Siphoneen, Phycomyceten u. s. w. vorgeschlagene Bezeichnung als: „nichtcelluläre" Pflanzen nicht annehmen könne, weil diese Bezeichnung wieder das Gehäuse der Zelle in den Vordergrund stelle; ganz im Gegentheil, ich stelle damit gerade den Inhalt dieser Pflanzen in den Vordergrund, der eben nicht aus Zellen, sondern aus Energiden besteht, deren Zellhäute oder innere Zellwandgerüste nicht zur Ausbildung gelangen; die zahlreichen Energiden einer Siphonee erzeugen nur eine gemeinsame Zellhaut; insofern kann man sagen, sie sei eine einzellige Pflanze; sie bildet eben kein inneres Zellwandgerüst.

Um zu einer klaren Nomenklatur zu gelangen, wäre es also das Beste, das Wort Zelle in seinem ursprünglichen Sinne zu nehmen und damit nur die Zellhaut oder diese sammt ihrem Inhalt zu bezeichnen; will man aber die lebendige Einheit, auf welcher das organische Leben beruht, bezeichnen, so empfehle ich das Wort Energide um so mehr, als es auch zugleich die einheitliche Grundlage des thierischen Körpers recht gut bezeichnet.

Sagt man, eine vielzellige Pflanze wächst, indem ihre Anfangszelle sich wiederholt theilt und also sehr viele Zellen entstehen, so ist damit nur eine Aeusserlichkeit bezeichnet; es entstehen eben nach und nach viele Kammern. Sagt man dagegen: mit dem Wachsthum vermehrt sich die Zahl der Energiden, und weiss man, dass eine **Energide eine Kraftgrösse repräsentirt,** so leuchtet sofort ein, dass mit der Zahl der Energiden auch die Energie, die Arbeitskraft in der wachsenden Pflanze sich vermehrt und es ist nicht ausgeschlossen, dass einzelne Zellen auch viele Energiden enthalten. — Nägeli ging lange von dem Gedanken aus, dass das Wachsthum durch die Zelltheilungen veranlasst werde. Wie können aber blosse Halbirungen der Zellen das Wachsthum fördern? — Sagt man dagegen, die Vermehrung der Ener-

giden bewirkt Wachsthum, so leuchtet dies ein, denn Vermehrung der Energiden ist Vermehrung der Kräfte, welche zum Wachsthum nöthig sind.

Man könnte schliesslich noch einwenden, ob denn der Begriff Energide als ein Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma an sich berechtigt sei. Noch vor 10—15 Jahren wäre es allerdings schwierig gewesen, dies zu beweisen; ja man wäre damals wohl kaum auf den Gedanken verfallen, die Sache so aufzufassen, wie ich es thue. Wenn man jedoch die zahlreichen neueren genauen Untersuchungen über die „Zelltheilung" und die Vereinigung von „Zellen" (Energiden) bei der Befruchtung betrachtet, so kann der Gedanke wohl nicht befremden, dass zwischen Kern und Protoplasma innere Beziehungen bestehen, durch welche ein Kern mit dem ihn umgebenden Protoplasma zu einem Ganzen, zu einer Einheit verbunden erscheint, in welcher Kräfte thätig sind, die wir als die elementaren Vorgänge des Lebens auffassen dürfen; und auf diese Lebenskräfte kommt es doch wohl an, nicht aber auf die festen Wandungen, aus denen das gekammerte feste Gerüst der Pflanzen besteht, welches für sich allein keinerlei Lebensregung erkennen lässt; in der Energide dagegen werden die Kräfte der durch die Athmung in Bewegung gesetzten Moleküle, welche ihr als Nahrungsstoffe zufliessen, zu einem individuellen Ganzen zusammengefasst, wo aus den Molekularbewegungen Massenbewegungen und Gestaltungsprozesse entstehen.

Ich weiss aus langer Erfahrung, dass in Fällen, wie dem vorliegenden, sich zunächst abweisende Kritik geltend macht, die daraus entspringt, dass es Vielen schwer wird, das Altgewohnte aufzugeben; das hält mich jedoch nicht ab, denen, welche es mit der Wissenschaft ernst nehmen, zu empfehlen, zunächst einmal versuchsweise meine Ansicht praktisch zu benutzen und zu sehen, ob durch die Unterscheidung von Energiden und Zellen nicht grössere Klarheit in die wissenschaftliche Auffassung und Sprache zu bringen wäre.

Nachträglicher Zusatz. — In dem hier aufgestellten Begriff „Energide" betrachte ich als das Wesentliche und Wichtigste nicht, dass es sich überhaupt nur um eine primäre Einheit der Organismen handelt, sondern die Energide ist, wie der Name besagt, vorwiegend ein primäres Kraftelement der Organismen und deshalb zugleich das primäre Element der Gestaltungsvorgänge, was bei den thierischen Organismen deutlicher, als bei den Pflanzen, hervortritt.

NEUNTE ABTHEILUNG.

ÜBER DIE

CAUSALEN BEZIEHUNGEN

VEGETABILISCHER GESTALTUNG.

XLII.

Stoff und Form der Pflanzenorgane.

1880.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. Bd. II. 1882. — Heft 3, 1880, p. 452.)

§ 1.

Ein fundamentaler Uebelstand, an welchem die bisherige Morphologie[1]) leidet, liegt darin, dass sie die Formen der Pflanzenorgane ohne jede Rücksicht auf ihre materielle Beschaffenheit betrachtet; die Form eines Organs wie die einer ganzen Pflanze wird von ihr als etwas für sich Existirendes, unabhängig von jeder materiellen Grundlage angesehen. Daraus folgt aber ohne Weiteres, dass die bisherige Morphologie nur mit begrifflichen Klassifikationen der organischen Formen sich beschäftigen kann; die causale Auffassung der Formen ist bei diesem Standpunkt der Morphologie eo ipso ausgeschlossen, denn von Causalität kann nur da die Rede sein, wo es sich um die Materie der Dinge, und nicht bloss um ihre abstrakte Form handelt, weil Materie und Causalität im Grunde identische Begriffe sind. Soll also

1) Es ist damit wesentlich die Morphologie der Braunschen Schule, die ich in meiner „Geschichte der Botanik" (1875) charakterisirt habe, gemeint. Der Titel: „Stoff und Form" ist vielleicht zu eng für das, was ich hier sagen wollte, denn es handelt sich hier um alles das, was in der Naturwissenschaft als Grundlage physischer, chemischer, mechanischer und physiologischer Vorgänge betrachtet wird, im Gegensatz zu der scholastischen Anschauung der Morphologie, wie sie unter der Herrschaft der sogen. Lebenskraft bis in die neueste Zeit auf botanischem Gebiet allgemein waltete, wobei die Morphologie eigentlich gar nicht mehr als eine Naturwissenschaft gelten konnte. Nun könnte es allerdings so scheinen, als ob es nicht nöthig wäre, in unserer Zeit noch auf diesen Anachronismus in unserer Wissenschaft hinzuweisen; das Folgende aber wird, wie ich hoffe, darthun, dass es genügt, die alten Vorurtheile abzulegen, um zahlreiche Erscheinungen des Pflanzenlebens und besonders der Pflanzenformen erklärlich zu finden, die unter der Herrschaft des morphologischen, leeren Formalismus unlösbare Räthsel schienen. Dass diese Darstellung jetzt, nach 13 Jahren weiteren Nachdenkens reicher und besser ausfallen würde, brauche ich kaum zu sagen. Zusatz 1892.

die Morphologie in die Reihe der echten Naturwissenschaften eingeführt werden, soll sie es versuchen, das Prinzip der Causalität auch auf die Pflanzenformen anzuwenden, so ist der erste Schritt, der hier geschehen muss, die Berücksichtigung der materiellen Beschaffenheit der Organe, denn nur in dieser können die Ursachen ihrer Formen gesucht werden. Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalls der nothwendige Ausdruck von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einfluss ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äusserliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen.

Macht man sich frei von der hergebrachten Betrachtungsweise der Morphologie, legt man das Vorurtheil ab, als ob die Pflanzenformen ganz in abstracto für sich existirten, so lehrt die unbefangene und alltäglichste Betrachtung, dass mit den Formverschiedenheiten der Organe materielle Substanzverschiedenheiten derselben verbunden sind, und nach den in der gesammten Naturwissenschaft geltenden Prinzipien werden wir annehmen müssen, dass aus diesen jene causal abzuleiten sind. Ausserdem lehrt ja die Erfahrung, dass jede Substanz, ob es sich um Elemente, einfache oder höchstkomplizirte Verbindungen derselben (z. B. die Eiweissstoffe) handelt, mit der Eigenschaft begabt ist, bestimmte ihr eigenthümliche Formen, ausserhalb des Organismus im Allgemeinen krystallinische Gestalten, anzunehmen; wenn unter dem Einfluss der Lebensvorgänge im Organismus statt der krystallinischen Formen viel komplizirtere organische Gestalten entstehen, so macht sich doch auch in diesen eben nur die Thatsache geltend, dass die in der Materie thätigen Kräfte immer dahin streben, ihr bestimmte äussere Formen aufzuprägen, welche man im fertigen Zustand als die relativen Gleichgewichtslagen der Moleküle betrachten kann. Will man diese Thatsache, wie es bereits von älteren Naturforschern geschehen ist, mit dem Worte Gestaltungstrieb bezeichnen, so wird dagegen wenig einzuwenden sein, und jedenfalls ist eine solche Annahme besser und den allgemeinen Prinzipien der Naturwissenschaft entsprechender, als die der bisherigen Morphologie zu Grunde liegende Platonische Ideenlehre, nach welcher: „das Bild des ganzen Organismus, welches erst in der Zukunft materiell fertig gestellt wird, schon vor und bei Anlage der Theile in der Gegenwart virtuell als Bewegungsursache wirkt, gleichwie der Riss, nach welchem der Bauarbeiter seine Werkstücke einsetzt.“[1]) Eine derartige Auffassung der organischen Formen und ihres

[1]) Johannes Hanstein (Ueber den Zweckbegriff in der organischen Natur. Bonn 1880) hat sich durch Aufstellung dieses Satzes das Verdienst erworben, den Grundgedanken der von Schimper und Braun begründeten Morphologie klar zu legen. — Uebrigens waren schon vorher durch das Dogma von der Konstanz der Arten ältere Botaniker zu ähnlichen Bekenntnissen gedrängt worden, wie z. B. Elias Fries, der im Jahre 1835 sagte, dass in dem natürlichen System (also der Dar-

Werdens ist eben nur dann möglich, wenn man, wie es bisher geschieht, die organischen Formen als etwas für sich Existirendes und so betrachtet, als ob die Pflanzenorgane selbst gar nicht aus realer Materie mit ihren Kräften und Reaktionen gegen äussere Angriffe bestünden.

Es soll ja nicht geleugnet werden, dass es für manche Zwecke der Forschung, wo es sich zunächst um eine rein begriffliche Orientirung in den Erscheinungen handelt, zweckmässig und geboten ist, von dem materiellen und causalen Verhältniss der organischen Formen ganz zu abstrahiren[1]), wie ja auch die vollendetste Morphologie, die wir besitzen, ich meine die Krystallographie, temporär von der materiellen Eigenthümlichkeit der reell existirenden Krystalle abstrahirt, und ganz abstrakt nur die Formverhältnisse derselben rein geometrisch betrachtet. Wie aber die Krystallographie ihren rein formalen, geometrischen Charakter abstreift, wenn sie darauf ausgeht, die chemisch-physikalischen Eigenschaften der Krystalle mit ihren Formverhältnissen in causale Beziehung zu setzen (vergl. Groth's physikalische Krystallographie, Leipzig 1876), so muss auch die Morphologie der organischen Formen stets im Auge behalten, dass die rein abstrakte Betrachtung der letzteren eben nur eine vorläufige, aber keine abschliessende ist, dass es sich vielmehr darum handelt, auch hier die Form als den Ausdruck der jeder Materie eigenen Kräfte causal aufzufassen. Wie die Abnormitäten der Krystalle, die sogenannten Wachsthumsformen derselben, dem Krystallographen willkommene Anhaltspunkte darbieten, um über die Abhängigkeit der Krystallbildung von Umständen und äusseren Ursachen ein Urtheil, und in die ursächlichen Verhältnisse der Krystallbildung selbst einen Einblick zu gewinnen, so hat man auch von jeher die abnormalen organischen Bildungen mit tieferem Interesse betrachtet, offenbar in der mehr oder minder bewussten Erkenntniss, dass in solchen Fällen besondere, wenn auch unbekannte Ursachen, welche die materielle Grundlage der Organe beeinflussen, zugleich die Gestaltungsverhältnisse derselben verändern; es ist die, wenn auch dunkle Ahnung, dass die organischen Gestalten nicht bloss die Nachahmungen Platonischer Ideen im oben citirten Sinne sind, sondern dem Causalitätsprinzip unterliegen.

Vor der Ausbildung der jetzt geltenden formalen Morphologie herrschte eine naivere Anschauung von den ursächlichen Beziehungen zwischen organischer Form und organisirbarer Materie; sehr klar spricht sich dies aus in einigen Sätzen Duhamel's, wenn er, gestützt auf seine Untersuchungen

stellung der vergleichenden Morphologie) quoddam supranaturale liege und nach demselben Autor drückte jede Abtheilung des natürlichen Systems eine „Idee" aus (singula sphaera [sectio] ideam quandam exponit). Zusatz 1892, man vergl. meine Geschichte der Botanik von 1875, p. 11.

1) Was ich auch in meinem Lehrbuch (Einleitung zur Morphologie der äusseren Gliederung) gethan und ausgesprochen habe.

über das Verhalten umgekehrt gepflanzter Bäume, sagt:[1]) „ces experiences font connaître qu'il n'est point du tout dans l'ordre naturel que les racines soient au dessus des branches. Il paraît que la sêve qui doît développer les racines a une disposition pour descendre, pendant que celle qui doît développer les branches en a une pour monter." Der letzte dieser Sätze beruht auf einer jener Zeit entsprechenden und wohl eben deshalb nicht besonders ausgesprochenen Hypothese, dass in der Pflanze zweierlei „Säfte" enthalten seien, deren einer zur Bildung der Sprosse, der andere zur Erzeugung der Wurzeln geeignet ist, und zugleich wird behauptet, dass von diesen beiden Säften der eine aufwärts, der andere abwärts sich zu bewegen sucht. Diese Annahme Duhamel's steht in ebenso scharfem Widerspruch zu den physiologischen wie zu den morphologischen Ansichten unserer Zeit. Zu den physiologischen in so fern, als man sich gewöhnt hat, Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette ein für allemal und schlechthin als die Bildungsstoffe der Organe zu betrachten, was ja der direkten mikrochemischen Beobachtung entspricht, wobei jedoch gänzlich unerklärt bleibt, wie es denn zugeht, dass dieses überall anscheinend gleiche Bildungsmaterial so ganz verschieden geformte und in ihrer materiellen Beschaffenheit so ganz verschieden geartete Organe, wie z. B. Wurzeln, Laubblätter, Staubfäden, Samen erzeugt.

Man braucht die hier angedeutete thatsächliche Beziehung nur klar aufzufassen, um sofort wahrzunehmen, dass hier eine weite Lücke in der Forschung und selbst in der blossen Fragestellung vorhanden ist. Wenn es sich in der That ganz allein um ein in sich gleichartiges Bildungsmaterial in der ganzen Pflanze und in allen ihren Theilen handelte, so wäre durchaus nicht einzusehen, wie aus diesem verschieden geformte Organe mit verschiedenen materiellen Eigenschaften entstehen sollten. — Noch viel fremdartiger nimmt sich Duhamel's Satz der jetzt herrschenden Morphologie gegenüber aus, da sich diese, wie schon erwähnt, um die materielle Beschaffenheit der verschiedenen Pflanzenorgane überhaupt gar nicht kümmert, die abstrakten Formen derselben im Platonischen Sinne als das primär Existirende betrachtet und so thut, als ob die materielle Substanz dabei etwas ganz Nebensächliches und Passives wäre.

Es ist aber nicht zu verkennen, dass in den citirten Sätzen Duhamel's eben so naiv als richtig der Ausdruck für eine grosse Zahl von Vegetationserscheinungen gegeben ist, und diese Sätze sind nicht minder werthvoll deshalb, weil sie den jetzigen Anschauungen der Physiologie und Morphologie zugleich widersprechen. Jeder unmittelbare Ausdruck einer Thatsache ist in der Wissenschaft werthvoller als die temporären Abstraktionen und Schematisirungen, welche zeitweilig nöthig sind, um sich vorläufig theoretisch zurecht-

[1]) Duhamel, Physique des arbres. 1878, II, p. 121.

zufinden, die aber jedesmal aufgegeben oder korrigirt werden müssen, wenn sich ein herrschend gewordenes Schema unzulänglich erweist.

Legt man das in Duhamel's Sätzen enthaltene Prinzip weiteren Beobachtungen zu Grunde, so ergiebt sich zunächst, dass es sich nicht bloss um specifisch wurzelbildende und specifisch sprossbildende Stoffe handeln kann, dass wir vielmehr ebensoviele specifische Bildungsstoffe[1]) werden annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind; von den geringeren Verschiedenheiten, wie sie in den verschiedenen Blattproduktionen auftreten, abgesehen, würden wir vor allem den Sexualorganen entsprechende Bildungsstoffe anzunehmen haben, und bei den Kryptogamen den ungeschlechtlichen Sporangien eine besondere Art von Bildungsstoffen zuschreiben müssen. Halten wir uns zunächst an die bereits mehr oder weniger ausgebildeten Organe, so bedarf es kaum einer besonderen Untersuchung, um ihre materielle Verschiedenheit zu konstatiren; dass Laubblätter, Zwiebelschalen, Schuppen, Staubgefässe, Karpelle, Antheren und Ovula, Antheridien, Archegonien und Sporangien neben ihrer verschiedenen Form auch materiell verschieden sind, zeigt der Augenschein, ihre Konsistenz, Geschmack, Geruch, chemische Reaktionen, Verhalten gegen Schwere und Licht, die Verschiedenheit der Aschenmischung u. s. w. Man könnte freilich einwenden, dass diese materiellen Verschiedenheiten erst dann bemerklich werden, wenn die morphologische Natur der Organe bereits festgestellt ist, und dass an den Vegetationspunkten zu der Zeit, wo die erste Anlage der verschiedenen Organe stattfindet, wo über Zahl und Anordnung derselben entschieden wird, jene materiellen Verschiedenheiten noch nicht vorhanden seien. Dagegen lässt sich aber erwidern, dass eben nicht zu begreifen wäre, wie formale Verschiedenheiten schon bei der Anlage der Organe ohne Verschiedenheit ihrer materiellen Substanz zu Stande kommen sollten, und wenn es bisher nicht gelungen ist, an den noch ganz aus Urmeristem (embryonalem Gewebe) bestehenden jungen Blättern, Sporangien, Sexualorganen u. s. w. materielle Verschiedenheiten aufzufinden, so beweisst das nur, dass man einerseits noch nicht hinreichend in dieser Richtung untersucht hat, und dass die gewöhnlich angewandten mikrochemischen Reagentien eben nicht hinreichen, feinere chemische Unterschiede neben den Massenreaktionen der Eiweissstoffe, Kohlehydrate u. s. w. erkennen zu lassen[2]). Es ist ja auch fraglich, ob es sich hiebei überhaupt um solche stoffliche Verschiedenheiten handelt, welche durch gewöhnliche chemische Reaktionen kenntlich zu machen sind, oder auch nur um solche Stoffe, die, wenn sie sich in Masse darstellen liessen, verschiedene

[1]) oder vielleicht besser gesagt, specifisch verschiedene Stoffmischungen. Zusatz 1892.

[2]) Seit ich dies schrieb (1879) haben die Untersuchungen über Zellkerne, besonders bei den Sexualorganen in dem oben angedeuteten Sinne bereits hochwichtige Thatsachen klargelegt. Zusatz 1892.

Konstitutionsformeln im Sinne der modernen Chemie ergeben würden. Dass das, was ich hier unter materieller Verschiedenheit der specifischen Bildungsstoffe verstehe, weder durch chemische Reaktionen, noch durch Konstitutionsformeln charakterisirbar zu sein braucht, dafür bietet uns schon die Krystallographie zahlreiche Analogien dar. Dass zwischen der Weinsäure und Antiweinsäure, zwischen diesen beiden und der Traubensäure irgend eine materielle Verschiedenheit besteht, welche ihrer verschiedenen Krystallform entspricht, geht ohne Weiteres aus dem verschiedenen Verhalten ihrer Krystalle dem polarisirten Licht gegenüber hervor; dass ebenso die rechts und links drehenden Quarzkrystalle, welche sich durch gewisse Krystallflächen unterscheiden, irgend eine materielle Verschiedenheit im weitesten Sinne des Wortes besitzen müssen, geht eben hervor aus ihrem verschiedenen Verhalten gegen das polarisirte Licht und ihren damit zusammenhängenden sonstigen physikalischen Reaktionen. Es wird keinem Physiker oder Chemiker einfallen, die verschiedenen Krystallformen in derartigen Fällen als die Ursache der materiellen Verschiedenheit zu betrachten, vielmehr nimmt man als selbstverständlich an, dass die materielle physikalische und chemische Verschiedenheit, die sich schon in den Auflösungen derartiger Stoffe, z. B. der Weinsäure, des Zuckers, durch ihre optische Reaktion zu erkennen giebt, die Ursache der verschiedenen Krystallform sein muss. Und in diesem Sinne werden wir auch annehmen dürfen, dass materielle Verschiedenheiten in den Bildungsstoffen der jüngsten Pflanzenorgane vorhanden sein können, die ausser dem Bereich mikrochemischer Reaktionen liegen, in denen wir aber die nächsten Ursachen der verschiedenen organischen Formen zu suchen haben; und nicht bloss der Formen, sondern auch der verschiedenen Reaktionen gegen äussere Einflüsse, wie wir sie in der Anisotropie der Organe[1]) ausgesprochen finden: dass Organe von anscheinend gleicher materieller Beschaffenheit doch entweder positiv oder negativ heliotropisch und geotropisch sein können, sich gegen Berührung und Druck verschieden verhalten, das sind Erscheinungen, welche wir vielleicht am besten in dieselbe Kategorie stellen dürfen, in welche die optisch positiven und negativen Krystalle, die rechts und links drehenden Quarze u. s. w. gehören.

Wenn ich also betreffs der morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenorgane behaupte, dass ihnen entsprechende Verschiedenheiten der materiellen Substanz zu Grunde liegen, und zwar schon bei der ersten Anlage, wo chemische Reaktionen und sonstige grobe Eingriffe keine Verschiedenheiten erkennen lassen, so bieten uns die Vorgänge auf unorganischem Gebiet Analogien dar, und mit demselben Recht, wie wir die Krystallformen der Weinsäure und Antiweinsäure, des rechts und links drehenden Quarzes

[1]) Vergl. meine Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile in Abh. XXXVIII, auch Abh. IX und XI.

u. s. w. als in ihrer materiellen Substanz begründet annehmen, werden wir auch die verschiedenen Formen der Blätter, Wurzeln, Sexualorgane u. s. w. als durch besondere Eigenschaften ihrer Bildungsstoffe hervorgerufen betrachten dürfen. Dazu kommt nun aber noch, dass in der Pflanze kontinuirlich ineinander greifend chemische Prozesse sich abwickeln, in der Art, dass die entstehenden Produkte durch die schon vorhandenen, vorher entstandenen Substanzen ihrer Natur nach bestimmt werden: wenn anfangs nur sprossbildende und wurzelbildende Stoffe entstehen, so wird eben durch diese unter dem Einfluss der äusseren Einwirkungen nach und nach eine andere Kategorie von Stoffen erzeugt, die sich endlich in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen in ihrer reinsten Form darstellen; wir können uns den Vorgang ähnlich vorstellen, wie die aufeinander folgenden Prozesse in einer chemischen Fabrik, wo aus dem ursprünglichen Rohmaterial nach und nach chemische Verbindungen der mannigfaltigsten Art und sogar in bestimmten Krystallformen entstehen, bis endlich das werthvollste Produkt, vielleicht nur in äusserst kleiner Menge zur Reindarstellung gelangt. Wenn diesen Betrachtungen gegenüber die direkte Beobachtung uns als Baumaterial der Organe immer wieder anscheinend gleichartiges Protoplasma, Stärke, Zucker, Fett erkennen lässt, so können in diesen Substanzen selbst Unterschiede der oben angedeuteten Kategorie vorhanden sein, oder aber wir können uns auch vorstellen, dass sehr kleine Quantitäten gewisser Stoffe jene Stoffmassen, mit denen sie gemischt sind, dazu bestimmen, in verschiedenen organischen Formen zu erstarren. Um nur ein Beispiel hervorzuheben, scheint es, dass die Blüten- und Fruchtbildung von einer fortschreitenden Ansammlung der in der Erde gewöhnlich sehr sparsam vorhandenen Phosphate abhängt, und dass erst dann die Pflanze zur Blüten- und Fruchtbildung fortschreitet, wenn ein gewisser Ueberschuss der Phosphate den anderen Aschenbestandtheilen gegenüber in den Säften eingetreten ist, was ebensowohl bei sonst äusserst ungünstiger, wie bei vollkommenster Ernährung der Pflanze stattfinden kann. Dem entspricht es z. B., dass die normal erst im zweiten Jahre blühende Runkelrübe auf einem stark mit Phosphaten gedüngten Boden häufig schon im ersten Jahre zur Blüthenbildung übergeht.

Uebrigens soll das hier Gesagte nur ganz ungefähr die Vorstellungsweise andeuten, die ich mit dem Ausdruck verbinde, dass die Form der Pflanzenorgane, welche von der Morphologie als etwas für sich bestehendes betrachtet wird, nur der Ausdruck ihrer materiellen Beschaffenheit sei, und dass, worauf es hier speziell ankommt, Veränderungen der organischen Formen auf Veränderungen in den Ernährungsvorgängen (dies Wort im weitesten Sinne genommen) beruhen. Wenn diese Betrachtungsweise der jetzt herrschenden Morphologie gegenüber wie unerhörte Ketzerei erscheint[1]), so ist daran zu

[1]) Als solche wurde sie thatsächlich von Al. Braun und seinen frommen Anhängern betrachtet. Zusatz 1892.

erinnern, dass es in der Botanik ein anderes Gebiet giebt, welches von vornherein von der scholastischen Methode der Al. Braun'schen Morphologie verschont geblieben ist, und wo den Prinzipien der Naturwissenschaft entsprechend die Formen der Organe eo ipso als der Ausdruck ihrer materiellen Substanz betrachtet werden: ich meine die Formen der Zellen und ihrer Bestandtheile. Dass Holzzellen und Bastzellen, Holzgefässe und Siebröhren, Parenchymzellen und andere Gewebselemente ihre Formverschiedenheiten materiellen Differenzirungen in der Bildungssubstanz der Pflanze verdanken, daran ist wohl überhaupt niemals gezweifelt worden, und kein Phytotom hat wohl je daran gedacht, dass es für jede einzelne Zellen- und Gewebeform ein ewiges Urbild d. h. eine platonische Idee gebe, nach welchem sie gebildet wird. Die Stärkekörner verschiedener Pflanzen treten bekanntlich vielfach in so charakteristischem äusseren Formen auf, dass man an letzteren ohne Weiteres ihre Herkunft erkennt; dennoch sind wir gewöhnt, die Substanz der Stärkekörner in allen Fällen durch dieselbe chemische Formel zu charakterisiren, während sie in ihrer Löslichkeit und in sonstigen chemischen Reaktionen kleine Unterschiede erkennen lassen, die vielleicht auf verschiedenen Verunreinigungen der eigentlichen Stärkesubstanz, vielleicht auf allotropen Zuständen der letzteren selbst beruhen, oder sonstwie materiell zu erklären sind; aber jedenfalls haben wir an den Stärkekörnern Beispiele konstanter organischer Formen, so gut wie bei den Formen der Organe; während es aber bei letzteren sonderbarer Weise auch jetzt noch nöthig ist, darauf hinzuweisen, dass die substanzielle Beschaffenheit die Form bedingt, ist ein Zweifel in dieser Beziehung den Stärkekörnern gegenüber überhaupt noch nicht ausgesprochen worden.

Nach diesen vorläufigen Bemerkungen ist es nun die Aufgabe der hier folgenden Mittheilungen, eine Reihe von Thatsachen zusammenzustellen, welche, wie ich glaube, geeignet eind, die Ansicht zu rechtfertigen, dass die Formen der verschiedenen Pflanzenorgane durch ihre materielle Beschaffenheit bedingt werden, und dass die specifisch organbildenden Stoffe durch äussere Einflüsse, speziell durch die Schwere und das Licht, in der Art affizirt werden, dass dadurch in gewissen Fällen die räumliche Anordnung verschiedener Organe bestimmt wird[1]).

[1]) Ich darf wohl annehmen, dass die vorausgehende Darlegung den physikalisch gebildeten Naturforschern als selbstverständlich und deshalb auch als überflüssig erscheinen mag; damit ist jedoch keineswegs gesagt, dass sie auch auf dem Gebiet der botanischen Litteratur überflüssig sei. Durch die rein formale Morphologie, wie sie seit 1835 herrschend intolerant und absprechend aufgetreten war, obgleich sie zum grossen Theil auf sehr mangelhaften Beobachtungen beruhte, wurde das Nachdenken über die Gestaltungsvorgänge in der organischen Welt gerade von den lehrreichsten, offen daliegenden Thatsachen abgezogen und so die reichhaltigste Quelle tieferer Einsicht in die Natur des Lebens getrübt und abgesperrt. Zusatz 1892.

§ 2.

Schon bei meinen Untersuchungen über das Etiolement 1863 und 1865 fand ich mich genöthigt, zur Erklärung gewisser Erscheinungen die Annahme zu machen, dass unter dem Einfluss intensiven Lichtes gewisse eigenartige Bildungsstoffe in den Laubblättern erzeugt werden, welche specifisch zur Blüthenbildung geeignet sind, und dass dieselben entweder in den überwinternden Reservestoffbehältern aufbewahrt, oder bei Sommerpflanzen aus den assimilirenden Blättern direkt den Vegetationspunkten zugeführt werden.

In der Abhandlung „Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane“ (in der vorliegenden Sammlung Abhdl. VIII) beschrieb ich u. a. eine Reihe von Versuchen, welche beweisen, dass Zwiebel- und Knollenpflanzen wie Tulipa, Hyacinthus, Iris, Crocus, im zeitigen Frühjahr zum Austreiben im Finstern veranlasst, neben gänzlich etiolirten Laubblättern normal geformte und gefärbte Blüthen entwickeln; wogegen die nicht mit besonderen Reservestoffbehältern versehenen Brassica Napus, Tropaeolum majus, Cheiranthus Cheiri, Cucurbita und Papaver Rhoeas nicht im Stande sind, ihre bereits angelegten kleinen Blüthenknospen zur Entfaltung zu bringen, wenn man die ganze belaubte Pflanze ins Finstere stellt, die Assimilation in den grünen Blättern also verhindert. Obgleich ich damals über die hier gemachte Unterscheidung noch nicht ganz im Reinen war, vielmehr erst zwei Jahre später dazu gelangte, so fasste ich doch die Beziehung der Stoffbildung in den Laubblättern zur Blüthenbildung in der Hauptsache richtig auf, indem ich bei den Versuchen mit Tropaeolum l. c. pag. 23 (die vorliegende Sammlung Bd. I pag. 216 unten) sagte: „die beiden grossen etiolirten Sprosse konnten sich offenbar nur auf Kosten der im Stamm und in den Blättern angehäuften plastischen, assimilirten Stoffe bilden, und es ist lehrreich, dass trotzdem die Ausbildung der zweiten und dritten Blüte so mangelhaft war; denn ein kleiner Theil der Stoffmenge, welche zum Wachsthum jener Zweige nöthig war, würde hingereicht haben, einige Blüten zu bilden, wenn es eben nur auf das Quantum, und nicht auch auf die Qualität der Stoffe ankäme, und die letztere wird offenbar durch das Licht bestimmt. Bei den oben zuerst genannten Pflanzen sind dagegen die Verhältnisse wesentlich andere. Dort wird schon im vorhergehenden Sommer durch die über den Boden an das Licht emporgestreckten Laubblätter eine grosse Menge assimilirter Stoffe in den unterirdischen Theilen aufgespeichert, während die Blüthenknospe sich ausbildet; es ist wahrscheinlich, dass auch diejenigen Stoffe, welche zur Ausbildung der Blüthen nöthig sind, und welche eine vorgängige Lichtwirkung erfahren müssen, schon zu der Zeit sich bilden, wo die grünen Blätter dieser Pflanzen noch am Lichte thätig sind. Bei dem Tropaeolum und den oben in zweiter Reihe genannten Pflanzen dagegen schreitet die Vegetation und die assimilirende Thätigkeit der Blätter am Licht immer fort,

während von den eben erst gebildeten Stoffen, die sich also nicht in grösserer Menge anhäufen können, die Blüthen sich ausbilden; was davon in der Pflanze vorhanden ist, wenn sie ins Finstere gestellt wird, kann zur Bildung von einer bis zwei Blüthen dienen, ist aber dieser Vorrath erschöpft, so hört die Blüthenbildung auf." In einer zweiten Abhandlung 1865 (vorlieg. Sammlung Bd. I, Abh. IX) beschrieb ich sodann „die Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter" auf Grund von Versuchen, wo die belaubten Pflanzen nicht ganz ins Finstere gestellt, sondern so behandelt wurden, dass nur die blühbaren Gipfeltheile in einen undurchsichtigen Rezipienten eingeführt, die assimilirenden Laubblätter aber ausserhalb des Rezipienten dem Licht ausgesetzt wurden. Hier war nun der Erfolg ein ganz anderer, als vorhin, wo auch die Laubblätter verfinstert waren: nicht nur die schon vorher angelegten, sondern auch viele erst im Finstern neugebildete Blüthenknospen kamen zu einer um so vollkommeneren Ausbildung, je grösser die am Licht assimilirende grüne Laubfläche, und je kräftiger die sie treffende Beleuchtung war. Betreffs der 1863 gemachten Versuche hob ich l. c. pag. 117 (diese Sammlung Bd. I pag. 230) nochmals hervor: „es macht sich der merkwürdige Umstand geltend, wie schon meine früheren Beobachtungen an Tropaeolum und Brassica und noch mehr meine neueren Untersuchungen zeigen, dass die belaubten Pflanzen im Finstern, obgleich sie eine sehr beschränkte oder gar keine Blüthenbildung zeigen, dennoch fortfahren, vegetative Organe zu bilden; sie produziren etiolirte Stammtheile und Blätter, deren Masse gewiss hinreichen würde, einige neue Blüthen hervorzubringen, wenn es eben nur auf die Masse der Bildungssubstanz und nicht auf ihre besondere Qualität ankäme. **Es fehlt derartigen (ganz ins Finstere gestellten) Pflanzen nicht an organisirbarem Stoff überhaupt, sondern speziell an denjenigen Substanzen und Kräften, welche zur Blüthenbildung specifisch geeignet sind**". — Es wird nicht überflüssig sein, betreffs der Versuche, wo die Blüthen im Finstern entwickelt wurden, die Blätter aber am Licht blieben, aus der zweiten Abhandlung noch Folgendes anzuführen, da es ganz unmittelbar die Frage nach der Entstehung besonderer blütenbildender Stoffe betrifft: „die zuerst (im Finstern) entwickelten Blüthen sind von den im Licht befindlichen Blättern, welche als Nährblätter allein und ausschliesslich in Betracht kommen, nicht weit entfernt, die in den letzteren erzeugten Stoffe brauchen nur einen kurzen Weg zurückzulegen und können in hinreichend kurzer Zeit bis in die Blüthenknospen im Finstern vordringen. Später verlängert sich der etiolirte Stamm, die folgenden Blütenknospen werden so immer weiter von den Nährblättern im Licht entfernt, und die betreffenden Stoffe müssen endlich einen Weg

von 60—100 und mehr Centimetern in dem Stamm zurücklegen, um bis an den Ort ihrer Bestimmung zu gelangen. Darüber verfliesst längere Zeit und die in Entfaltung begriffenen Knospen erhalten das Material nicht zur rechten Zeit. Ganz anders verhält es sich bei den hier in Betracht gezogenen Pflanzen (Tropaeolum, Cheiranthus, Phaseolus, Antirrhinum, Ipomaea, Petunia, Veronica, Cucurbita u. a.), wenn sie in gewohnter Weise am Licht die Blüthen bilden; alsdann steht jede Blüthe oder Inflorescenz in der Achsel eines grünen Nährblattes und erhält ihren Bedarf an Bildungsstoffen aus nächster Nähe. Ausserdem wird in diesem Fall bei fortgesetzter Blüthenbildung auch die Belaubung vermehrt, während bei den neuen Versuchen beständig dieselben Laubblätter in Anspruch genommen werden, um ihre Produkte einer langen Reihe von Blüthen zuzuwenden. Rechnet man noch hinzu, dass die etiolirten Stammtheile als krankhafte Gebilde die Fortleitung von Stoffen möglicherweise erschweren, so kann es nach alledem kaum befremden, wenn bei einigen der folgenden Versuche anfangs eine Reihe normaler Blüthen im Finstern produzirt wird, während die späteren mehr und mehr an Grösse und Schönheit der Ausbildung abnehmen." — Dass in den assimilirenden Laubblättern besondere blüthenbildende Stoffe erzeugt und den Vegetationspunkten zugeführt werden, scheint ferner durch folgenden Versuch mit Tropaeolum majus bewiesen zu werden; l. c. pag. 127 (diese Sammlung Bd. I pag. 241) sagte ich: „die sehr abnorme Ausbildung der späteren Blüthen brachte mich zuerst auf den Gedanken, dass möglicherweise die weite Entfernung derselben von den grünen Blättern von Einfluss auf die Blüthenbildung sein könne, denn die in den Blättern gebildeten Stoffe mussten hier einen Weg von mehr als 40 cm bis zu den Blüthenknospen in dem Rezipienten zurücklegen, während die Blüthen von Tropaeolum im normalen Verlauf von Nährblättern umgeben sind." Zur Bestätigung dieser Ansicht wurde weiter Folgendes angeführt: „Im August schnitt ich an drei kräftigen Pflanzen, welche am Fenster standen, die oberen Blätter sämmtlich weg, so dass nur je 15—18—20 Blätter an der Basis des Stammes übrig blieben. Die in den Achseln der oberen, weggeschnittenen Blätter stehenden Blüthenknospen wurden gelassen, und in den folgenden Tagen immer die neu hervorkommenden Laubblätter des Gipfels weggenommen; es bildeten sich während dreier Wochen an den entlaubten Stammtheilen 4 bis 6 immer kleiner werdende Blüthen, und die späteren zeigten eine ähnliche Abnormität wie jene in den Rezipienten, an einigen blieben die Blumenblätter kürzer, als die bereits geöffneten Kelchzipfel, sie waren farblos, und die Antheren traten aus der Blüthe hervor [1])".

[1]) Im Anschluss an die im Obigen dargelegte Theorie der Erzeugung specifisch blüthenbildender Stoffe in den assimilirenden Blättern publizirte ich in Heft 1, Jahr-

Indem ich auf zahlreiche weitere Einzelheiten in der genannten Abhandlung verweise, möchte ich hier im Anschluss an den Erfolg des letztgenannten Versuches noch auf einige andere leicht zu konstatirende Thatsachen hinweisen, die ihre einfachste Erklärung ebenfalls in der Annahme finden, dass in den assimilirenden Blättern Bildungssäfte erzeugt werden, welche specifisch geeignet sind, Blüthen oder andere Organe hervorzubringen.

gang 1892 der „Flora oder allgem. Bot. Zeitg." (München) eine Notiz, aus der das Wesentliche hier folgt:

„Seit vielen Jahren habe ich in meiner Sammlung ein kleines Blattstück einer Begonia, welches in bekannter Art eine Brutknospe erzeugt hat, die aber sofort eine abnorm gebildete Blüthe hervorbrachte. Bei erneuter Betrachtung dieses unscheinbaren Objekts drängte sich mir die Frage auf, ob es nicht möglich wäre, derartige Brutknospen mit sofortiger Blüthenbildung entstehen zu lassen, wenn man von meiner Theorie der specifischen organbildenden Stoffe ausgeht.

Ich liess daher Ende Mai 1891 eine grössere Zahl von Begoniablättern (Beg. Rex) abschneiden und in bekannter Art auf Sand (im Vermehrungsraum) legen. Es entstanden nach wenigen Wochen zahlreiche Knospen, je eine an der Stelle, wo die Hauptrippen vom Blattstiel ausstrahlen, und andere, schwächere, da, wo die Rippen absichtlich gebrochen waren. — Von Blüthenknospen war an ihnen nichts zu finden. Erst als die stark herangewachsenen Brutknospen, in Töpfe gesetzt, zu kräftigen Pflanzen mit 8—10 mächtigen Blättern herangewachsen waren, d. h. Anfang November, also nach fünf Monaten, zeigten sich die ersten Inflorescenzen in den Achseln späterer Blätter, denen an der Sprossachse 4—5 ältere Blätter vorausgegangen waren. — Diese im Mai ausgelegten Blätter haben also eine Brut erzeugt, die erst nach eigener fünfmonatlicher Assimilationsarbeit zur Blüthenbildung kam.

Ganz anders war es bei 15 grossen Blättern, welche erst Ende Juli von kräftigen blühreifen Pflanzen abgeschnitten und auf Sand gelegt wurden, an derselben Stelle des Versuchsraumes, wie jene. Schon nach 10—15 Tagen zeigten sich an den oben genannten Stellen Brutknospen und bereits im September waren drei kräftige Inflorescenzen deutlich zu sehen, die Ende Oktober aufblühten. Bis zum 12. November konnte ich an sechs Blättern die Inflorescenzen in verschiedenen Altersstufen erkennen. Dieselben zeigten sich bereits, als die Laubblätter der Brutknospen noch klein und jung waren und, was das Wichtigste ist, sie kamen jede aus der ältesten, ersten Blattachsel der Brutknospe. Diese Inflorescenzen mussten also in allerfrühester Jugend der Brutknospen angelegt worden sein; dies war gerade, was ich wünschte und erwartete. — Diese im Juli ausgelegten Begonienblätter waren selbst am 22. November noch ganz frisch und gesund; ihre Stiele und die Brutknospen waren mit dichten Büschen sehr feiner Wurzeln versehen.

Vom Standpunkt meiner Theorie aus lehrt der Versuch: die im Frühjahr abgeschnittenen Begoniablätter enthalten noch keine blüthenbildenden Stoffe, diese werden erst in den Blättern der Brutknospen sehr langsam erzeugt; die Blüthen erschienen an diesen erst nach fünf Monaten, als die Brutknospen schon zu grossen selbständigen Pflanzen herangewachsen und die ausgelegten Mutterblätter längst verfault waren. — Dagegen enthielten die im Juli von blühreifen Pflanzen abgeschnittenen Blätter schon blüthenbildende Stoffe, die sofort bei der Anlage der Brutknospen in dieselb ergingen und Inflorescenzen erzeugten. Dies geschah an sechs von 15 Blättern, also an 40 Prozent, was ich für ein sehr günstiges Ergebniss halte."

Schneidet man z. B. an kräftig entwickelten Pflanzen von Cynara Scolymus im Garten die zuerst entwickelten Blüthenköpfe sämmtlich weg, so erscheinen sehr bald bei gutem Wetter aus den tieferen Blattachseln des Hauptstammes neue Blüthenknospen; werden auch diese beseitigt, so kommen viel langsamer abermals einige wenige neue Blüthensprosse zum Vorschein, und wenn auch diese beseitigt werden, so hört selbst bei günstigem Wetter die weitere Blütenproduktion auf, und aus den untersten Blattachseln kommen sehr kräftige Laubsprosse zum Vorschein. Offenbar lässt diese Erscheinung die Deutung zu, dass in der Pflanze, sobald sie zur Blüthenbildung übergeht, ein grösseres Quantum blüthenbildender Stoffe sich angesammelt hat, welches jedoch durch die wiederholte Produktion von Blüthen aufgebraucht wird. Wenn dann in diesem Fall neue Laubsprosse entstehen, so darf man annehmen, dass dazu vorwiegend diejenigen Substanzen verwendet werden, welche im normalen Fall des Abblühens zur Ausbildung der Früchte, des Endosperms, des Embryos verwendet worden sein würden. — Sehr bekannt ist das Verhalten von Kartoffelpflanzen, deren unterirdische, knollenbildende Triebe man frühzeitig beseitigt. Die in ihren Blättern assimilirten Stoffe, welche sonst in die unterirdischen Stolonen abfliessen und das Wachsthum der Knollen bewirken, sammeln sich nunmehr in den Knospen der oberirdischen Blattachseln, und veranlassen diese zur Bildung einiger kleiner Blätter, während die Achsentheile derselben knollenförmig anschwellen, und man hat es also in der Hand, die Kartoffelpflanze zu oberirdischer Knollenbildung zu veranlassen. Dass, wenn eine specifisch organbildende Substanz einmal vorhanden ist, sie auch dahin drängt, die ihr entsprechende Form anzunehmen, zeigt sich auch in den von Brefeld (Schimmelpilze III, pag. 74) mit Coprinus stercorarius gemachten Versuchen; wurde der junge, noch nicht entfaltete Hut von seinem Stiel abgeschnitten, so bildete sich aus der Schnittfläche des am Sclerotium sitzenden Stilrestes ein neuer Hut, und diese Regeneration liess sich drei bis viermal wiederholen. Bekanntlich werden ähnliche Eingriffe in der Obstkultur vielfach praktisch ausgenutzt, indem man seit alter Zeit offenbar von dem Gedanken ausgeht, dass besondere zur Blüthen- und Fruchtbildung geeignete Stoffe in nur beschränktem Maasse erzeugt werden, und dass es möglich ist, dieselben an bestimmte Bildungsorte der Pflanze hinzuleiten[1]).

Auch im normalen Verlauf der Vegetation begegnen wir häufig genug solchen Erscheinungen, welche die Annahme gestatten, dass z. B. die wurzelbildenden Stoffe nur in gewissem Quantum erzeugt, und dann an diejenigen Orte hingeleitet werden, wo die Wurzelbildung durch äussere Umstände be-

[1]) Weiter ausgesponnen habe ich den hier angedeuteten Gedankengang später (1887) in meiner Untersuchung „Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung“ worüber ich auf unsere Abhandlung XI im 1. Bande besonders auf p. 305 verweise. Zusatz 1892.

günstigt wird. Bei vielen schon in früher Jugend stolonenbildenden Pflanzen, wie z. B. Mentha arvensis und anderen von Irmisch (Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen, II. Abtheilung, Halle 1856) beschriebenen Labiaten, entwickelt das Keimpflänzchen eine gewöhnliche verzweigte Hauptwurzel, die aber später ganz verkümmert, weil an den Stolonen, welche sich aus den Kotyledonarachseln entwickeln und in den Boden eindringen, neue Wurzeln gebildet werden. Die wurzelbildende Substanz würde, wenn die Stolonen sich nicht entwickelten, der ursprünglichen Hauptwurzel zufliessen und ein stärkeres, dauerndes Wachsthum derselben herbeiführen. So ist es z. B. bei Cucurbita Pepo, deren Laubsprosse gewöhnlich auf der Erde hingestreckt wachsen, und an jedem Knoten rechts und links je eine Wurzelanlage erzeugen. Diese Anlagen kommen aber ganz gewöhnlich deshalb, weil sie oberirdisch sind und vom Licht getroffen werden, zu keiner weiteren Entwickelung. Bedeckt man sie mit Erde, oder verdunkelt man einfach die betreffenden Stellen der Sprosse, dann wachsen sie kräftig aus, und isolirt man einen so bewurzelten Knoten durch Abschneiden von der übrigen Pflanze, so bildet er eine selbständig vegetirende Pflanze. Dass bei so vielen monokotylen Pflanzen nicht nur, wenn sie dorsiventrale Stengel besitzen und an diesen in akropetaler Folge Wurzeln erzeugen, wie Monstera und viele andere Aroïdeen, sondern auch dann, wenn sie einen aufrechten Stamm bilden, der nur an seinen Basaltheilen Wurzeln produzirt, wie Zea Mais und die meisten Palmen, ihre anfangs kräftigen Hauptwurzeln später nicht weiter ausbilden, darf man nach dem Obigen offenbar als eine Folge des Umstandes betrachten, dass diese Pflanzen überhaupt zunächst die Neigung haben, an verschiedenen Punkten des Stammes Wurzelanlagen zu bilden, und indem die wurzelbildende Substanz von den Blättern kommend diesen zunächst zufliesst, wird die Hauptwurzel vernachlässigt und kann endlich ganz verschwinden.

Zusatz zu § 2. (1892.) In den hier betretenen Gedankenkreis möchte ich auch eine Thatsache einführen, die ich seit 1883 jährlich experimentell verfolgt habe, und zwar immer mit gleichem Resultat.

Entfernt man bei kräftig wachsenden Kürbispflanzen (Cucurbita maxima) alle Sprossvegetationspunkte, was mit äusserster Sorgfalt geschehen muss, so dass keine Knospe, besonders auch nicht die in den Achseln der Kotyledonen erhalten bleibt, — so tritt eine sehr merkwürdige, bisher unbekannte Erscheinung auf: die Wurzelanlagen, welche rechts und links neben jedem Laubblatt-Stiel im Gewebe des Stammes *S S'* sitzen, wachsen zu haselnuss- bis wallnusgrossen, kurzgestielten Knollen aus (Fig. 120 *K*), an denen die Wurzelhaube verschwindet, der Vegetationspunkt unkenntlich wird, während sich der axile Fibrovasalstrang (Achsencylinder der Wurzel) in einen Kreis von isolirten Gefässbündeln auflöst, die durch chlorophyllhaltiges Grundgewebe getrennt sind. — Es entsteht also aus einer Wurzelanlage ein Gebilde, welches in seiner Gewebedifferenzirung einer Sprossachse ähnlich wird, ohne jedoch Blattanlagen zu erzeugen. — Ich hatte vermuthet, dass Letzteres geschehen würde, aber die Verwandlung des Wurzelvegetationspunktes in Dauergewebe verhinderte offenbar die Blattbildung.

Besonders auffallend und lehrreich ist der nicht selten eintretende, durch Fig. 120 dargestellte Fall, wo die eine der beiden Wurzelanlagen neben einem Laubblattstiel sich in eine Knolle *K*, die andere aber in eine reichverzweigte Erdwurzel (*W*) verwandelt. — Dieser Fall tritt ein, wenn der kräftige Laubspross der Kürbispflanze mit der einen Flanke auf der Erde liegt; die so mit der feuchten Erde in Berührung gebrachte, dem starken Licht entzogene Wurzelanlage beginnt kräftig in die Erde hinab zu wachsen, während die andere Wurzelanlage dem Licht und der trockenen Luft zugekehrt, sich zu einer der beschriebenen Knollen umbildet, was aus Fig. 119 deutlich zu ersehen ist (der elliptische Kranz mit den Andeutungen von Gefässbündeln ist der Querschnitt eines Blattstiels — *r* eine abgeschnittene Ranke).

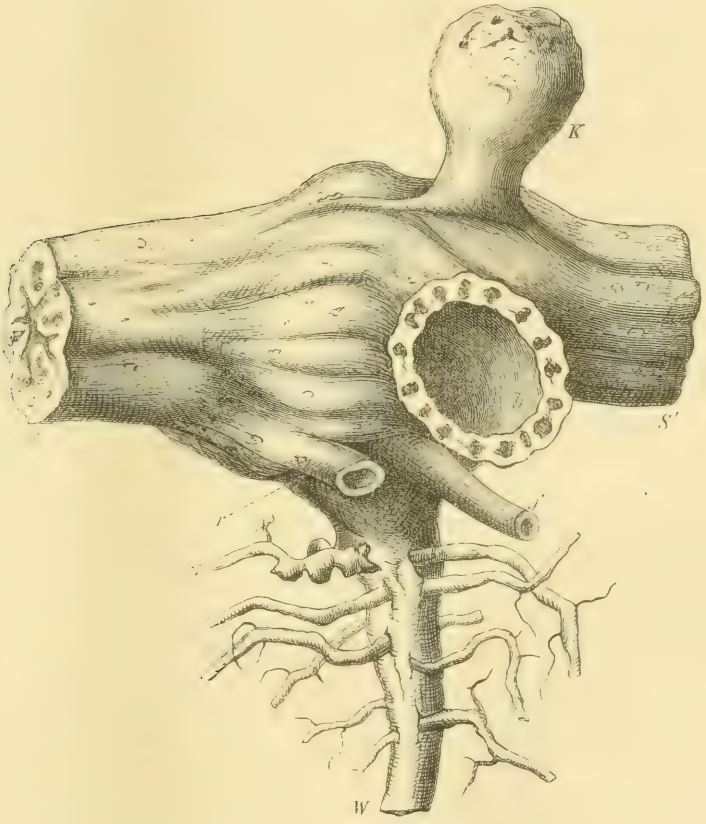


Fig. 120.
Cucurbita maxima. Natürliche Grösse.

Die durch die Entfernung sämmtlicher Vegetationspunkte von Sprossen (Knospen) entstandenen Wurzelknollen, wie *K* in Fig. 120, haben eine rauhe Oberfläche, nicht selten Risse. Ganz ähnliche, jedoch nicht gestielte Gebilde entstehen bei sehr üppigen Kürbispflanzen am „Nabel" der Laubblätter, wo aus dem oberen Ende des Blattstiels die dicken Blattrippen in die Lamina hinausstrahlen, was lebhaft an die Knospen erinnert, die genau am selben Ort bei Blättern von Nymphaea stellata und unterhalb der Lamina aus dem Blattstiel von der Aroidee Atherurus ternatus entstehen.

§ 3.

Unter den im Pflanzenreich so überaus häufigen Monstrositäten oder Missbildungen sind für uns von unmittelbarem Interesse besonders diejenigen, wo an Stelle eines Organs ein anderes Organ von anderem morphologischem Charakter entsteht, und noch mehr solche Fälle, wo zahlreiche Uebergänge zwischen zwei verschiedenen Organen auftreten, in der Art, dass die Form-Verhältnisse der beiderlei Organe in den verschiedensten Gradationen mit einander gemischt sind, sich gegenseitig durchdringen, ähnlich wie die Eigenschaften zweier verschiedener Species in ihren Bastarden gemischt aufzutreten pflegen. Die bisherige Morphologie hat auch hier im Sinne der Metamorphosenlehre immer nur die Formverhältnisse der abnormen Organe und allenfalls nebenbei zur äusserlichen Charakteristik die Färbungen derselben betrachtet. Wer aber Missbildungen der oben bezeichneten Kategorien selbst gesehen hat, muss ohne Weiteres zugeben, dass die missbildeten Organe im Vergleich mit den normalen eben auch immer substantiell in dem Grade verschieden sind, wie die äusseren Formen oder die morphologischen Eigenschaften sich abstufen. Wir werden daher auch in solchen Fällen, dem im § 1 aufgestellten Prinzip folgend, behaupten dürfen, dass derartige Monstrositäten durch materielle Veränderungen erzeugt sind, dass auch hier die veränderten Gestalten nur ein Ausdruck der veränderten materiellen Beschaffenheit sind[1]). Und dass die letztere durch abnorme Vegetationsbedingungen oder durch plötzliche Aenderungen in den Lebensverhältnissen der Pflanzen gewöhnlich hervorgerufen werden, darüber dürfte im Allgemeinen keine Meinungsverschiedenheit vorhanden sein. Die Anführung einiger von zuverlässigen Beobachtern konstatirter Fälle wird hier nicht überflüssig sein: so fand Leitgeb an weiblichen Hüten von Marchantia polymorpha an denselben Stellen, wo sonst Archegonien sich bilden, Brutknospen und zwar in derselben Reihenfolge der Entstehung, wie sie den Archegonien eigen ist[2]); an Stelle der Sporangien von Isoëtesarten fand Goebel[3]) fast normale vegetative Sprosse, die sich zu selbständigen Pflanzen ausbildeten. Offenbar können wir die Sache so auffassen, dass im ersten Fall, durch irgend eine unbekannte Störung veranlasst, an den Orten der Neubildung, die sonst Archegonien erzeugen, die Bildungssubstanz derselben fehlte, wogegen die gewöhnliche vegetative sprossbildende Substanz an denselben Orten sich ansammelte und sich in

1) Was soll es denn eigentlich bedeuten, wenn die Morphologen von ihrem Standpunkt aus sagen, ein „vergrüntes" Ovulum (Samenknospe) sei ein metamorphosirtes Blatt, das Ovulum sei ein „Phyllom" im Nägeli'schen Sinn? — Wenn die Pflanzenorgane ihrer Gestalt nach Platonischen Ideen entsprechen, so kann der Ausdruck „Metamorphose" doch nur bedeuten, dass eine Abweichung von der „Idee" stattfindet, womit aber der ganze Ideenkram in sich zusammenfällt. Zusatz 1892

2) Leitgeb, Botan. Zeitg. 1875, p. 747.

3) Botan. Zeitg. 1879, No. 1.

Form von Brutknospen ausbildete. Und in gleicher Weise sei bei den Isoëten die sporangienbildende Substanz nicht erzeugt, dafür aber an den einmal vorhandenen Bildungsherden die gewöhnliche sprossbildende Stoffmischung angesammelt worden. Ganz in dieselbe Kategorie können wir, wie bereits Goebel hervorhob, die apogamen Farnprothallien[1]) rechnen. Das für die rein formale morphologische Betrachtung so unbegreifliche Verschwinden der Archegonien am Prothallium von Pteris cretica verliert doch sehr viel von seiner morphologischen Mystik, wenn wir uns vorstellen, dass eben auch hier die Bildung der reproduktiven Substanz, die sich sonst als Archegonium und Eizelle ausgestaltet, unterblieben ist; dass aber die vom Prothallium erzeugte, gewöhnlich in der befruchteten Eizelle sich ansammelnde sprossbildende Materie hier in einer, dem fehlenden Archegonium benachbarten Zelle oder einem Zellenkomplex sich sammelt, und zur Bildung eines jungen Farnkrautsprosses verwendet wird. Wenn in andern Fällen, wie bei Aspidium falcatum, zwar Geschlechtsorgane entstehen, die Befruchtung und eigentliche Embryobildung aber unterbleibt, so wird man das so auffassen dürfen, dass in dem Stoffgemenge, welches die Sexualorgane erzeugt, eben nur diejenige specifisch eigenthümliche Substanz fehlte, welche unmittelbar bei dem Befruchtungsakt selbst thätig ist; schon in der vierten Auflage meines Lehrbuches wies ich darauf hin, dass die parthenogenetische Keimbildung in ähnlicher Art so aufgefasst werden könne, dass die parthenogenetischen Eizellen z. B. von Chara crinita, oder die parthenogenetischen Ovula, z. B. von Caelebogyne, nicht wirklich d. h. stofflich sexuell differenzirt, und eben deshalb auch ohne Befruchtung keimungsfähig sind. Dass der den hier genannten Fällen entgegengesetzte Fall, die Erzeugung von Sexualorganen oder Sporangien an Stelle vegetativer Theile, also z. B. Archegonien von Marchantia etwa an Stelle normaler Brutknospen, nicht beobachtet worden ist, und wohl auch kaum vorkommt, weist wieder darauf hin, dass in der Pflanze ganz besondere Bedingungen zur Bildung der reproduktiven Substanz nöthig sein müssen, da, wie auch die häufigen Vergrünungen der Blüthen erkennen lassen, jede Störung der Ernährungsthätigkeit dahin zielt, vegetative Sprossgebilde an Stelle der eigentlichen Reproduktionsorgane erscheinen zu lassen.

Zu ähnlichen Erwägungen veranlassen diejenigen Missbildungen, wo an Stelle von Wurzeln oder sogar direkt aus dem Vegetationspunkt einer Wurzel blattbildende Sprosse auftreten. Längst bekannt ist diese Thatsache bei Neottia nidus avis, und einen ganz ähnlichen Fall hat Goebel[2]) bei Anthurium longifolium beschrieben. In diesen Fällen[3]) verwandelt sich der

[1]) de Bary, Botan. Zeitg. 1878, p. 449.

[2]) Botan. Zeitg. 1878, p. 645.

[3]) Ich habe dieselbe Erscheinung an Plusycerium Willingkii und Pl. alcicorne ebenfalls aufgefunden. Zusatz 1892.

Vegetationspunkt der Wurzel direkt in einen blattbildenden Sprossvegetationspunkt; zu sagen, es habe hier eine Metamorphose von Wurzel in Spross stattgefunden, ist eben nur die Wiedergabe der Thatsache selbst in andern Worten, wogegen wir immerhin eine bestimmtere Vorstellung und den ersten Anfang einer causalen Erklärung gewinnen, wenn wir sagen, dass statt der wurzelbildenden Substanz sprossbildende Saftmischungen in den Vegetationspunkt einer Wurzel einwandern können. Auch die Wurzelträger verschiedener Selaginellen, die im normalen Fall an ihrem Vegetationspunkt dichotomirte Wurzeln erzeugen, können, wie Pfeffer[1]) ausführlich beobachtet hat, in abnormen Fällen sich in vegetative Sprosse umwandeln oder in unserem Sinne durch solche ersetzt werden, und solche Sprosse können sogar Sporangien hervorbringen. Wenn für gewöhnlich der Ersatz eines Organs durch ein anderes nur als gelegentliche Missbildung auftritt, so bietet die Brutknospenbildung von Lycopodium Selago[2]) nach Hegelmaier's Darstellung den Fall dar, dass auch im normalen Verlauf der Vegetation an Stelle eines Blattes ein Spross entstehen kann.

Viel mannigfaltiger und verwickelter treten die entsprechenden Vorgänge bei den sogenannten Vergrünungen der Blüthen auf. Die am wenigsten interessanten Fälle, die dem bei Marchantia konstatirten Vorkommniss gegenüber kaum etwas Neues bieten, sind diejenigen Vergrünungen, wo die gesammte Blüthe durch einen grünblätterigen Spross ersetzt wird, wo also die gesammte blüthenbildende und reproduktive Substanz sich überhaupt nicht gebildet hat, und durch rein vegetative ersetzt worden ist. Unter der enormen Mannigfaltigkeit der Blüthenvergrünungen sind aber von ganz besonderem, allgemeinem und theoretischem Interesse diejenigen Fälle, wo die Reproduktionsorgane in den mannigfaltigsten Abstufungen der Vergrünung unterliegen, so dass z. B. an Stelle einer normalen Samenknospe schliesslich ein Blatt zu finden ist, während zwischen beiden Extremen gemischte Formen in allen Abstufungen auftreten. Nach dem von mir geltend gemachten Prinzip können wir derartige Vorgänge ganz bequem so auffassen, dass bei gestörter Ernährung der Pflanze an den Bildungsherden der Samenknospen nicht nur die eigentlich reproduktive Substanz derselben sich ansammelt, sondern gleichzeitig auch blattbildende vegetative Stoffe sich eindrängen und mit jener sich mischen; indem nun beiderlei Substanzen die ihnen entsprechende äussere Form anzunehmen suchen, müssen eben Mischformen zum Vorschein kommen, und je mehr die blattbildende Substanz überwiegt, desto blattähnlicher wird das Gebilde sein, welches an Stelle eines normalen Ovulums steht. Wenn nun Čelakovsky gerade in solchen Fällen den Beweis dafür findet, dass

[1]) In Hanstein's botan. Abhandl. Bd. I, p. 67.
[2]) Hegelmaier, Botan. Zeitg. 1872, p. 841.

die Samenknospe ein metamorphosirtes Blatt sei[1]), womit doch wohl gesagt sein soll, dass es im phylogenetischen Sinn diese Bedeutung habe, so bleibt von seinem Standpunkt aus unerklärt, warum bei Vergrünungen alle möglichen Mischungen der normalen und abnormen Form vorkommen, die doch gewiss im Verlauf der phylogenetischen Entwickelung nicht existirt haben. Die von mir vertretene Deutung derartiger Erscheinungen führt dagegen in einem Punkt zu einem Resultat, zu welchem auch Čelakovsky gelangt ist, dass nämlich der blosse Entstehungsort eines Organs über seine wahre Natur nicht entscheiden könne[2]). In diesem Punkte stimme ich ihm vollständig bei: ein Ovulum bleibt eben ein Ovulum, gleichgiltig ob es am Carpellrand oder am Ende der Blüthenachse in der Mitte des Fruchtknotens entsteht, gerade so, wie ein vegetativer Spross bleibt, was er ist, ob er aus einer Blattachsel, mitten aus einer Blattlamina oder aus dem Vegetationspunkt einer Wurzel entspringt. Diese Auffassung wäre mir jedoch unmöglich, wenn ich auf dem morphologischen Standpunkt Čelakovsky's stünde; denn der Satz, dass die Natur eines Organs durch seinen Ursprungsort nicht verändert werde, geht für mich eben aus der Erkenntniss hervor, dass die morphologische Natur eines Organs in seiner materiellen Substanz begründet ist, und es leuchtet ein, dass Ovularsubstanz bleibt, was sie ist, ob sie aus einem Carpellrand oder am Ende der Blüthenachse hervortritt und sich gestaltet.

Wenn der Gedanke, dass die Form der Organe eben nur die äussere Erscheinung ihrer verschiedenen materiellen Beschaffenheit ist, anfangs und in manchen Fällen auf Widerspruch stossen könnte, so wird doch allgemein zugegeben werden müssen, dass wenigstens in den männlichen und weiblichen Sexualorganen das Wesentliche in einer materiellen Verschiedenheit und nicht bloss in ihrer äusseren Form liegen müsse, da es sonst ganz unerklärlich wäre, warum die materielle Verschmelzung des männlichen und weiblichen Elements zur Erzeugung eines Embryos nöthig ist[3]). Zugleich tritt ja ohnehin wenigstens bei allen höheren Pflanzen die substanzielle Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Organe auffallend genug zu Tage. Gerade von diesem Gesichtspunkt aus gesehen, gewinnen diejenigen Monstrositäten eine besondere Bedeutung, wo weibliche und männliche Organe sich gewisser-

[1]) Čelakovsky, Botan. Zeitg. 1875, p. 129 ff. — Flora 1879: Ueber vergrünte Eichen der Hesperis maternalis, und viele andere Aufsätze derselben.

[2]) Von diesem Standpunkte aus habe ich auch in meinem Buch: „Vorlesungen" I. Aufl. 1882, p. 15, die Nägeli'sche Eintheilung der Pflanzenorgane verworfen und eine der Descendenztheorie entsprechende aufgestellt. Zusatz 1892.

[3]) Dies wurde 1879, also vor den neuen Untersuchungen über die Rolle der sexuellen Zellenkerne geschrieben; wären die schönen Arbeiten von Flemming, Boveri, Guignard schon bekannt gewesen, so hätte sich im Text mehr und Besseres für meinen Zweck sagen lassen. Zusatz 1892.

massen vermischen, Staubfäden in Carpelle sich umwandeln oder gar Staubfäden an Stelle der Ovula im Innern des Fruchtknotens entstehen, oder Pollenbildung in Carpellen oder gar im Innern des Ovulums eintritt. Mohl[1]) beschreibt den Fall, dass bei Chamaerops humilis in der Wandung sonst normaler Carpelle Pollenbildung stattfand; Masters[2]) bildet den Fruchtknoten von Baeckea diosmaefolia ab, in welchem statt der Ovula vollständig entwickelte Staubgefässe stehen, und beschreibt bei Passiflora und Rosa die Bildung von Pollenkörnern in mehr oder minder veränderten Samenknospen, wie es scheint, sogar im Kern der Samenknospe selbst. Auch die Bildung von mehr oder minder normalen Antheren ohne und mit Pollen auf der Rückenseite der „Deckblätter" von Abies alba beschreibt Mohl (l. c. pag. 53). Man sieht also, dass Pollenbildung mit mehr oder minder ausgesprochener Vorbereitung durch Antherenbildung im Ovulum, im Carpell oder gar im „Deckblatte", wenn man die sogenannte Braktee von Pinus für ein solches und nicht vielmehr für ein Carpell halten will, stattfinden kann. Im Gegensatz dazu erscheinen in monströsen Blüthen von Papaver orientale und Sempervium tectorum (Mohl, l. c. pag. 34 ff.)[3]) auf den Staubgefässen Ovula und bei zunehmender Metamorphose auch Narbengewebe und Griffelbildungen, während die Antherenbildung mehr und mehr schwindet, und das Konnektiv sich in ein Carpell umbildet. Mit der Ausdrucksweise der rein formellen Morphologie, dass in solchen Fällen Ovula und Carpelle sich in Antheren und Staubgefässe, oder letztere sich in Carpelle umwandeln, ist natürlich eben nur die Thatsache äusserlich bezeichnet. Von dem hier geltend gemachten Standpunkt aus können wir aber sagen, dass bei gewissen Störungen der Ernährung und Saftbewegung die Bildungssubstanz männlicher Organe in die bereits angelegten weiblichen Organe eindringen kann, und dass ebenso die zur Erzeugung weiblicher Organe befähigte Substanz in die bereits angelegten Staubgefässe eindringt, und dass die dadurch erzeugten Missbildungen um so weiter fortschreiten, je mehr die eine organbildende Substanz durch die andere verdrängt wird. Auch in diesen Fällen würde die Erklärung der Monstrositäten durch sogenannten Atavismus gewiss auf grosse Schwierigkeiten stossen, noch weniger wird man berechtigt sein, im Sinne der herrschenden Morphologie zu sagen, eine Anthere sei eigentlich ein Ovulum, oder ein Staubgefäss ein Carpell; dass letztere beide unter den Sammelbegriff Blätter fallen, steht auch ohne Missbildungen und ohne Phylogenie fest, die Hauptsache ist ja, dass eben die eine Blattform männliche, die andere weibliche Zellen erzeugt, und gerade in dieser Beziehung zeigen die genannten Monstrositäten gradweise Abweichungen vom normalen Fall, so dass wir wohl berechtigt sind, anzunehmen,

1) Vermischte Schriften p. 33.
2) Vegetable Teratology, London 1869, p. 184.
3) Vergl. auch Engler in Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. X, pag. 309.

dass hier so wie in vielen anderen Fällen der Missbildungen wirkliche Störungen der organischen Thätigkeit eingetreten sind, die durchaus nichts mit Erblichkeit und Atavismus zu thun haben, eben so wenig wie menschliche Embryonen mit zwei Köpfen u. dgl. Dass man nun solchen ganz klar ausgesprochenen Thatsachen gegenüber gerade den Einen Fall der vergrünten Ovula berechtigt zu sein glaubt, in phylogenetischem Sinne so zu deuten, wie es von der sogenannten Ovulartheorie geschieht, das müsste durch bessere Beweisgründe erhärtet werden, als durch die blosse Konstatirung zahlreicher Uebergangsstufen, die ja auch in den vorhin genannten Fällen vorhanden sind [1]).

§ 4.

Die Blüthenbildung an etiolirten Sprossen, das Verhalten von Pflanzen bei Wegnahme der Blüthenknospen, die Beziehungen zwischen der Ernährung der Hauptwurzel und der Bildung zahlreicher Seitenwurzeln am Stamm, schienen die in § 1 ausgesprochene Ansicht zu unterstützen, dass in der Pflanze verschiedene Bildungsstoffe in begrenzten Quantitäten erzeugt werden, welche specifisch geeignet sind, Organe von bestimmter Form zu erzeugen. Die im vorigen Paragraphen erwähnten Monstrositäten lassen sich ferner so deuten, dass bei Ernährungsstörungen, oder überhaupt in Folge störender Einflüsse, diese specifischen Bildungsstoffe gelegentlich an Orte gelangen können, wo normal andere Substanzen zur Organbildung, schreiten, welche nun durch jene verdrängt oder mit ihnen gemischt werden so dass sogenannte Uebergangsformen, besser Mischbildungen eintreten, oder geradezu Ersatz eines Organs durch ein anderartiges stattfindet.

Ich wende mich nun zu einer Reihe von Erscheinungen anderer Art, die ihre einfachste Deutung ebenfalls in der Annahme finden, dass verschiedene Organe durch verschiedene Bildungsstoffe erzeugt werden; wobei wir aber zugleich die verschiedene Reaktionsfähigkeit der letzteren gegen Schwere und Licht kennen lernen, in deren Folge die räumliche Anordnung der neugebildeten Organe bestimmt wird. Es handelt sich hier um die sogenannten Regenerationserscheinungen, welche bei den Pflanzen mehr als selbst bei niederen Thieren durch künstliche Eingriffe hervorgerufen werden können. Ganz besonders richte ich mein Augenmerk hier auf diejenigen Regenerationen von Wurzeln und Blattsprossen, welche dann eintreten, wenn kleinere Stücke von Stengeln, Wurzeln, ganze Blätter oder Theile derselben von einer Pflanze abgeschnitten und dann günstigen Vegetationsbedingungen unterworfen werden, wo dann bekanntlich durch Bildung neuer Wurzeln und Sprosse das abgeschnittene Stück zu einem lebensfähigen Pflanzenkörper sich ergänzt; was uns hier aber speziell interessirt, das ist die räumliche

[1]) Nämlich in solchen Fällen, wo die Missbildungen keine sogenannte „morphologische Deutung“ zulassen. Zusatz 1892.

Anordnung der durch Regeneration entstehenden Wurzeln und Sprosse an einem abgeschnittenen vegetativen Stück einer Pflanze. Ueber dieses Thema verdanken wir Vöchting in seinem Werk „Organbildung im Pflanzenreich“ (Bonn 1878) eine lange Reihe sorgfältiger Untersuchungen mit genauen Litteraturangaben. Ich muss hier im Voraus es aussprechen, dass ich die thatsächlichen Angaben Vöchting's für sehr korrekt halte, weil ich genöthigt bin, seinen Deutungen, Folgerungen und theoretischen Betrachtungen gerade in den Hauptpunkten entgegen zu treten. Es kommt mir darauf an, gestützt auf Vöchting's eigene Erfahrungen sowohl, wie auf andere von mir beobachtete Thatsachen, einige allgemeine Sätze aufzustellen, welche den Einfluss der Schwere (und des Lichts) auf die specifisch organbildenden Stoffe betreffen.

Bevor ich an der Hand von Vöchting's genanntem Werk auf die Erörterung dieser Fragen eintrete, möchte ich noch vorläufig einigen Nachdruck auf die von Vöchting kaum berührte Frage legen, warum denn an abgeschnittenen Pflanzentheilen überhaupt Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu erfolgen pflegt. Es wäre nichts gewonnen mit der Antwort, dass eben das abgeschnittene Stück sich wieder zu einer ganzen Pflanze ergänze und dass es deshalb eine „Lebenseinheit“ (Vöchting) sei, denn das ist eben nur eine andere Bezeichnung der fraglichen Thatsache; vielmehr scheint mir, übereinstimmend mit dem in § 1 geltend gemachten Prinzip, die nächste Ursache derartiger Regeneration darin zu liegen, dass in dem abgeschnittenen Stück beiderlei bereits von Duhamel angenommene Bildungssubstanzen enthalten sind, die nun an verschiedenen Orten des regenerationsfähigen Stückes Wurzeln und Knospen erzeugen. Hier drängt sich die Frage auf, warum denn diese Wurzeln und Knospen an denselben Punkten nicht auch dann entstehen, wenn das betreffende Stengel- oder Wurzelstück oder Blatt in situ, an der Pflanze und in Verbindung mit den übrigen Organen derselben bleibt; **wie kommt es, dass die blosse Abtrennung eines Stückes eine Neubildung von Organen an Orten hervorruft, wo sie ohne diese Abtrennung oder ohne andere störende Einflüsse niemals eintreten würde.** Vom Standpunkt der jetzt herrschenden formalen Morphologie aus müssen derartige Vorgänge durchaus geheimnissvoll erscheinen; in dem Bilde, welches nach dem oben citirten Satze Hanstein's die organischen Bewegungen derart leiten soll, dass die neue Pflanze eine Kopie desselben wird, müssten natürlich auch alle diejenigen Fälle mit eingeschlossen sein, wo einzelne Stücke der wachsenden Pflanze abgetrennt, und unter ganz verschiedenen Vegetationsbedingungen neue Organe regeneriren. Wie man sich ein solches Urbild der Pflanze zu denken habe, dürfte schwer zu sagen sein. — Zum Glück ist das für die naturwissenschaftliche Betrachtung der Regenerationserscheinungen auch nicht nöthig. Wir kommen weiter mit der Annahme,

dass, wenn in einem abgeschnittenen Pflanzenstück (was ja nicht immer der Fall zu sein braucht) wurzel- und knospenbildende Substanzen vorhanden sind, dieselben dahin streben, unter günstigen Bedingungen die ihnen entsprechende Gestalt anzunehmen, ähnlich wie gelöste Salze bei entsprechenden Bedingungen die ihnen eigenthümlichen Krystallformen gewinnen. Dass dies nun an abgeschnittenen Stücken geschieht, während dieselben Stücke in Verbindung mit der ganzen Pflanze weder Wurzeln noch Knospen erzeugen würden, diese Thatsache lässt sich durch eine für meinen dargelegten Standpunkt sehr naheliegende Hypothese erklären. Ich nehme an, dass, so lange eine grünblättrige Pflanze mit aufrechtem Stamm in Ernährung und Wachsthum begriffen ist, die specifischen Bildungsstoffe der Wurzel von den assimilirenden Blättern aus[1]) dem am unteren Ende des Stammes[2]) befindlichen Wurzelsystem zufliessen, während die sprossbildenden Stoffe ebenso nach den Vegetationspunkten des Stammes und der Zweige hin aufwärts steigen. Wird nun ein Stück des Stammes oder der Wurzel abgeschnitten, so ist durch die Schnittflächen selbst ein Hinderniss für die weitere Bewegung gegeben, die darin enthaltenen specifischen Bildungsstoffe werden sich in entsprechender Weise gerade in der Nähe der beiden Schnittflächen ansammeln, die wurzelbildenden am bisherigen Unterende, die sprossbildenden am bisherigen Oberende des Stückes, und da sie gehindert sind, weiter zu fliessen, was in der unverletzten Pflanze stattfinden würde, so treten sie in Form von Wurzeln und Sprossen an den entsprechenden Enden hervor. An einem abgeschnittenen, regenerationsfähigen Blatt werden beiderlei organbildende Substanzen nach dem basalen Ende hin in Bewegung sein, um dem Stamm zuzufliessen; durch die Schnittfläche aufgehalten, werden sie sich an dieser anhäufen, und hier gleichzeitig Knospen und Wurzeln bilden. — Bei dorsiventralen Stämmen, welche in akropetaler Reihenfolge neue Wurzelanlagen auf der Unterseite oder Schattenseite erzeugen, gelangt man zu einer entsprechenden Orientirung, wenn man die hier erwähnten Vorgänge, besonders soweit es die Wurzelbildung betrifft, nicht in longitudinaler Richtung, sondern quer zur Längsachse des Stammes verlaufend annimmt, wie es eben der Organisation derartiger Pflanzen und ihrer Reaktion gegen Schwere und Licht entspricht. Zum Theil ist schon in der soeben angedeuteten Annahme die Angabe der Ursache mitenthalten, durch welche vorwiegend auch die räumliche Anordnung der durch Regeneration entstehenden Sprosse und Wurzeln bestimmt wird. Das ist aber eben die

[1]) Bei Keimpflanzen, Knollentrieben u. s. w. würden statt der assimilirenden Blätter die Reservestoffbehälter, bei Schmarotzern die Nährpflanzen oder Nahrungssubstrate überhaupt in Betracht zu ziehen sein.

[2]) Natürlich sind hier der Kürze wegen die gewöhnlichen orthotropen Laubsprosse gemeint. Zusatz 1892.

Frage, mit welcher sich das oben genannte Werk Vöchting's beschäftigt, in welchem die Ursachen der räumlichen Anordnung der neu entstehenden Organe wesentlich anders aufgefasst werden. Ich halte es für sehr wichtig, in dieser Beziehung eine Klärung der Ansichten und eine Einigung derselben zu erzielen, was nur bei näherem Eingehen auf Vöchting's Angaben möglich ist. Um jedoch den Leser nicht mit einer ausführlichen Wiederholung der in dem genannten Buch gemachten Angaben zu ermüden, setzte ich hier den Inhalt desselben, speziell auch die Beobachtungsmethoden Vöchting's als bekannt voraus, und hebe nur diejenigen Stellen hervor, welche unmittelbar die Differenzpunkte zwischen dem Verfasser und mir betreffen. Um zunächst den Gegensatz seiner und meiner Ansichten scharf hervortreten zu lassen, ist es nöthig, einige längere Stellen wörtlich zu citiren. Nachdem er (pag. 25) auf die Beziehungen der Regeneration zu der Thatsache hingewiesen hat, dass an jedem abgeschnittenen Pflanzentheil ein basiskopes und ein akroskopes Ende vorhanden ist oder, wie Vöchting es nennt, dass Scheitel und Basis sich an jeder Stelle der Pflanze ausprägt, sagt er pag. 21), dass neben dieser Terminologie, die er in seinem Buche benützt, noch eine andere sich aufstellen lasse: „wie wir später zeigen werden, verhalten sich nämlich die Spitze des Zweiges und die Basis der Wurzel hinsichtlich der an ihnen erzeugten Neubildungen gleich; beide produziren Sprosse. In entsprechender Weise bethätigen sich die Basis des Zweiges und die Spitze der Wurzel; beide erzeugen Wurzeln. — Will man auf dieses physiologische Moment den Nachdruck legen, und die Natur der Neubildungen der Bezeichnung zu Grunde legen, so gelten für den Zweig die oben gegebenen morphologischen Definitionen, an der Wurzel aber wechseln sie sich, die Spitze wird hier zur Basis, und umgekehrt die Basis zur Spitze. Nach dieser Bezeichnung erzeugt die Spitze eines Gebildes stets Sprosse, die Basis stets Wurzeln, während nach der morphologischen Terminologie Wurzel und Spross an ihren Spitzen immer das Gleichartige, an den Basen das Ungleichartige hervorbringen."

Da, wie ein sorgfältiges Studium des Buches zeigt, die entscheidenden Versuche Vöchting's an ursprünglich vertikal gewachsenen Organstücken gemacht worden sind, so würde diesen Vöchting'schen Orientirungsversuchen der Duhamel'sche Satz zu substituiren sein, dass nämlich für gewöhnlich die Wurzeln unten und die Sprosse oben entstehen, worauf ich unten ausführlich noch eingehen werde. Es ist jedenfalls für Vöchting's Ansicht über die Bedeutung von „Spitze und Basis" des regenerationsfähigen Stückes sehr misslich, dass gerade die Blätter, bei denen Spitze und Basis schärfer als irgendwo ausgeprägt sind, sich ganz wesentlich anders verhalten, als Sprosse und Wurzeln; er sagt (pag. 21) selbst: „es sei hier übrigens gleich bemerkt, dass man beim Blatt mit der physiologischen Bezeichnungsart (aber ebenso mit der morphologischen, wie hinzugesetzt werden müsste) in ein schwieriges Dilemma in so

fern geräth, als hier Spitze und Basis bezüglich der erzeugten Produkte zusammenfallen. Die morphologische Basis des Blattes produzirt nämlich beides, Spross und Wurzel, während die Spitze unthätig bleibt[1].“ Besser und den Thatsachen adaquater sagt Vöchting (pag. 86): „Stengel und Wurzel erzeugen demnach an ihren Spitzen das ihnen morphologisch Gleiche, an ihren Basen das morphologisch Entgegengesetzte. Bringt man die Verhältnisse in Beziehung zum Erdradius, so zeigt sich, dass im Allgemeinen der knospenbildende Theil dem Erdmittelpunkt ab, der wurzelbildende demselben dagegen zugewandt ist.“ Oder, so könnten wir mit Duhamel hinzusetzen, die Knospen entstehen oben, und die Wurzeln unten. Im Schlusskapitel seines Werkes fasst Vöchting seine Ansichten zusammen: „das Hauptproblem, sagt er (pag. 240), welches unserer Arbeit zu Grunde lag, lautete: durch welche Kräfte wird die Anlage der wichtigsten Organe, der Wurzeln und Knospen, an gegebenen Pflanzentheilen beherrscht?“ Besser würde dem Inhalt des Buches offenbar die Frage entsprechen, durch welche Ursachen wird die räumliche Anordnung der Organe bei der Regeneration bestimmt? Die Untersuchung, fährt Vöchting fort, hat nun ergeben, dass hier in erster Linie eine erbliche Kraft thätig ist, welche die Maxima ihrer Wirkung an den beiden morphologischen Enden der Lebenseinheit[2]) oder nur an einem derselben erreicht, und die man demnach als eine **Funktion des morphologischen Ortes an der Einheit bezeichnen kann.** Nun hängt aber die Begrenzung der letzteren ganz von unserer Willkür ab; wir können durch einen Schnitt jeden beliebigen Ort an einem Pflanzentheil (die Blätter sind aber offenbar auszunehmen, Sachs) sowohl zur Spitze als zur Basis einer neuen Lebenseinheit machen.“ Es ist nicht nöthig, hier auf Vöchting's Folgerungen betreffs der Zellentheorie einzugehen, nur mag im Gegensatz zu dem oben über die Neubildung von Organen Gesagten noch der weitere Satz Vöchting's hier citirt sein (pag. 241): „unter einer Schaar gleichstarker Anlagen von gleicher morphologischer Dignität[4]) wird die Energie der Entwickelung der einzelnen Anlage in erster Linie durch ihren morphologischen Ort an der Lebenseinheit bestimmt.“ Ich werde im Folgenden einige Beobachtungen mittheilen, welche mit den citirten Sätzen Vöchting's nicht zu vereinbaren sind, möchte aber zunächst aus seinen eigenen Beobachtungen den Beweis führen, dass das, was Vöchting die erbliche Kraft

[1]) Durch diesen Satz allein fallen die Schlussfolgerungen Vöchting's in sich zusammen. Zusatz 1892.

[2]) Lebenseinheit nennt Vöchting ein abgeschnittenes Pflanzenstück, welches durch Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu einer lebensfähigen Pflanze werden kann.

[3]) Die oben fett gedruckten Worte bezeichnen den Standpunkt Vöchting's. Zusatz 1892.

[4]) Die Morphologen sind uns bis jetzt eine Erklärung darüber schuldig geblieben, was sie unter der: „Dignität“ der Organe verstehen. Hofmeister sprach sogar von höherer und niederer Würde der Organe, wobei es sich um Haare und Blätter handelte. Zusatz 1892.

nennt, nicht bewiesen ist, und dass die betreffenden Erscheinungen eine ganz andere Deutung zulassen, aus dem einfachen Grunde, weil es sich eben gar nicht um Vöchting's Spitze und Basis, sondern wesentlich darum handelt, dass, wie Duhamel sagte, die Knospen oben und die Wurzeln unten[1]) entstehen. Das sieht allerdings nicht so aus, indem Vöchting die Thatsache konstatirt, dass bei abgeschnittenen Stengel- und Wurzelstücken, auch wenn sie in umgekehrter Stellung Organe regeneriren, dennoch die beiden Enden sich in der Hauptsache so verhalten, wie es den Vöchting'schen Definitionen entspricht, d. h. ein umgekehrtes Stengelstück erzeugt auch in dieser Lage Wurzeln am basalen Ende, obgleich dieses oben liegt, ein umgekehrtes Wurzelstück erzeugt Knospen am basalen Ende, obgleich dieses unten liegt. Vöchting hat aber, wie ich glaube, bei der Zusammenfassung der Resultate seiner Beobachtungen zu wenig Gewicht auf zwei Umstände gelegt: zunächst darauf, dass er gerade zu seinen entscheidendsten Versuchen Stücke von Zweigen und Wurzeln benutzte, welche vorher in vertikaler Lage, aufwärts, resp. abwärts gewachsen waren, bei denen also die Zweigspitzen und Wurzelbasen oben, die Zweigbasen und Wurzelspitzen während ihres Wachsthums unten lagen. Dass er solche Stücke zu den Versuchen benützte, ist pag. 63, 65, 69, 85, 165, 178 und an anderen Stellen ausdrücklich hervorgehoben; zuweilen fehlt eine genauere Angabe über diesen Punkt, in anderen Fällen, pag. 63, 179, handelt es sich um ursprünglich horizontal gewachsene, pag. 65 sogar um abwärts hängende Sprosse, oder er hatte es mit solchen zu thun, wo eine Neigung zum Plagiotropismus intervenirte, wie bei den von ihm benutzten zwar aufrechten, aber doch nicht streng orthotropen Begonienstengeln. In all diesen Fällen nun will es mir scheinen, dass die Resultate nicht so prägnant waren, wie bei den ursprünglich aufrecht gewachsenen Sprossen, jedenfalls hätten die Schlussfolgerungen Vöchting's an Präcision gewonnen, wenn er den hier angedeuteten Gesichtspunkt bei seinen Versuchen nicht bloss nebenbei mit berücksichtigt, sondern ihm eine ganz prinzipielle Bedeutung von vornherein zuerkannt hätte. Offenbar muss, wenn überhaupt die Schwere eine Bedeutung für die räumliche Vertheilung von Sprossen und Wurzeln an einem regenerirenden Stück besitzt, der Gedanke von vornherein in Betracht gezogen werden, ob nicht schon während des normalen Wachsthums von Sprossen und Wurzeln durch den Einfluss der Schwere, vielleicht auch den des Lichts, eine **innere Disposition** hervorgerufen wird, die sich an dem später abgeschnittenen, regenerirenden Stück dadurch geltend macht, dass das früher abwärts gekehrte Ende zur Wurzelbildung geneigt ist, gleichgiltig, welche Lage später das Organstück während der Regeneration ein-

[1]) „Oben" und „unten" ist hier immer im Sinne des Erdradius zu nehmen; während Spitze (Gipfel) und Basis sich auf die innere Symmetrie der Pflanze beziehen.

nimmt[1]). Dass ein solcher Einfluss möglicherweise bestehen könne, wird von Vöchting selbst, aber nur ganz gelegentlich (pag. 180) und fragweise angedeutet. Der Gedanke wird um so näher gelegt, als ja bei den von Vöchting benutzten Pflanzen[2]) die wurzelbildenden Stoffe ohnehin beständig, während der ganzen Vegetationszeit nach der Wurzel hin, also abwärts fliessen, die sprossbildenden ebenso aufwärts, was am abgeschnittenen regenerationsfähigen Stück, wie oben angedeutet wurde, eben dadurch sich geltend machen könnte, dass das bisherige Oberende Knospen, das bisherige Unterende Wurzeln produzirt, was bei plagiotropen dorsiventralen Sprossen natürlich anders sein könnte.

Der zweite Punkt, dem, wie ich glaube, Vöchting zu wenig Bedeutung beigelegt hat, ist die von ihm konstatirte Thatsache, dass umgekehrt aufgehängte Stücke orthotroper Stengel sich doch nicht genau so verhalten, wie die aufrecht gehängten, dass sich vielmehr eine Tendenz an ihnen zu erkennen giebt, Wurzeln nicht bloss nächst dem basalen Ende, sondern auch weiter unten, Knospen nicht bloss am Gipfelende, sondern auch weiter oben zu erzeugen; eine Erscheinung, die jedenfalls so aufgefasst werden kann, dass zweierlei Ursachen bei der räumlichen Vertheilung der Knospen und Wurzeln bei der Regeneration thätig sind. Vöchting selbst betrachtet die eine und stärker wirkende als eine erbliche, durch „Spitze und Basis" bedingte Kraft, die andere als einen direkten Einfluss der Schwere, während ich jene, scheinbar erbliche Kraft als eine durch die vorausgehende, dauernde Einwirkung der Schwere (und des Lichts) verursachte Prädisposition ansehe. Das beste Kapitel in Vöchting's Buch ist offenbar das über die Einwirkung der Schwere auf die räumliche Vertheilung der durch Regeneration entstehenden Knospen und Wurzeln, durch welche, wie er ausdrücklich hervorhebt, die Thatsache konstatirt wird, dass ein direkter Einfluss der Schwere stattfindet. Speziell die Wurzelbildung auf der Unterseite horizontal gelegter Zweige, die bei vertikaler Lage sich allseitig bewurzeln, lässt keinen Zweifel über die Thatsache[3]). Besonders beweiskräftig für dieselbe scheinen mir in Vöchting's Werk seine Angaben auf p. 172, 175, 179, 180, 184, 187.

Wenn nun aber während der Regeneration an einem abgeschnittenen Stück der fragliche Einfluss der Schwere auf die räumliche Anordnung von

[1]) Dass dies wirklich so ist, habe ich in der hier folgenden Abhandlung dargethan. Zusatz 1892.

[2]) Der andere Fall, wo die Wurzeln am fortwachsenden Gipfel des orthotropen Stammes sich bilden, wie bei den Marattiaceen und Baumfarnen, auch vielen Aroideen u. s. w., müsste betreffs der Regeneration näher untersucht werden. Zusatz 1892.

[3]) Wenn man Sprosse von Tropaeolum majus, ohne sie von der Mutterpflanze abzuschneiden, im Garten entweder in horizontaler oder in vertikaler Lage so mit Erde bedeckt, dass die langgestielten Laubblätter am Licht bleiben, dann tritt die oben erwähnte Thatsache nach einigen Tagen mit grosser Eleganz hervor.

Wurzeln und Knospen wirklich vorhanden ist, so wäre es denn doch sehr sonderbar, wenn derselbe Einfluss nicht schon vorher, so lange das betreffende Pflanzenstück noch ein Theil der unverletzten Pflanze war, stattgefunden hätte; ich meine, **mit der Konstatirung des Einflusses der Schwere bei der Regeneration ist auch eo ipso gesagt, dass die Schwere in ähnlicher Weise auch innerhalb der unverletzten Pflanze auf die organbildenden Stoffe einwirkt.** Dass die während der ganzen Wachsthumszeit eines aufrechten Stengels oder einer vertikalen Wurzel immerfort stattfindende Einwirkung der Schwere (und des Lichts) sich mehr und mehr steigert, tritt dann eben in der von Vöchting konstatirten Thatsache hervor, dass bei der Regeneration am abgeschnittenen Stück die Vertheilung der neuen Wurzeln und Knospen weit mehr von der vorausgegangenen, als von der zur Zeit der Regenerationen stattfindenden Einwirkung der Schwere abhängt.

§ 5.

Die am Schluss des vorigen Paragraphen geäusserten Bedenken veranlassten mich schon im Frühjahr 1878, mich nach solchen Pflanzen umzusehen, bei denen möglicherweise die Erscheinungen der Regenerationen im Gegensatz zu Vöchting's und in Uebereinstimmung mit meiner Ansicht stattfinden könnten. Näher hätte mir allerdings der Gedanke gelegen, die Frage auf rein experimentellem Wege zum Austrag zu bringen, was in der Art möglich gewesen wäre, dass man Pflanzen, etwa solche, auf welche sich Vöchting vorwiegend stützt, monatelang am Klinostaten hätte wachsen lassen, wo die von mir hypothetisch angenommene prädisponirende Einwirkung der Schwere und des Lichts während des Wachsthums der Sprosse ausgeschlossen gewesen wäre; die so am Klinostaten gewachsenen Sprosse hätten nun als Material für Versuche nach Vöchting's Methode benützt werden können. Wäre auch an diesem Material im Sinne Vöchting's die Wirkung von „Spitze und Basis" hervorgetreten, dann wäre allerdings die Frage nach dem in § 4 Gesagten nicht entschieden gewesen; wäre dagegen, wie ich vermuthe, ein abgeschnittenes Stück eines am Klinostaten gewachsenen Sprosses so beschaffen, dass es ebenso in aufrechter, wie in umgekehrter Lage neue Wurzeln unten, neue Knospen oben regenerirt, dann wäre meine Ansicht direkt bewiesen. Leider konnte dieser entscheidende Versuch mit den mir zu Gebote stehenden Apparaten nicht gemacht werden, weil die Motoren viel zu schwach sind, um die für den genannten Versuch nöthigen Lasten in vollkommen gleichmässiger Drehung monatelang zu erhalten. Daher versuchte ich, wie oben bemerkt, die Frage in anderer Art zur Entscheidung zu bringen. Es kam offenbar darauf an, an senkrecht abwärts wachsenden Sprossen Vöchting's Meinung zu prüfen. Wenn solche bei der Regeneration ihre neuen Knospen am basalen, früher oberen Ende, ihre neuen Wurzeln am apikalen, früher unteren Ende erzeugen, so ist

Vöchting's Ansicht wenigstens für diese Fälle widerlegt, und für meine Ansicht eine Stütze gewonnen, dass es sich nämlich bei der Regeneration nicht um die morphologische Differenz von „Spitze und Basis" und von Spross und Wurzel, sondern einfach darum handelt, welches Ende des regenerationsfähigen Stückes an der Mutterpflanze nach oben oder nach unten gekehrt war.

Ein geeignetes Material glaubte ich nun an den unterirdischen dicken Niederblattsprossen (Rhizomen) von Yucca und Cordyline gefunden zu haben. Diese Gattungen bilden bekanntlich mächtige unterirdische Rhizome, deren Aeste zumal bei Yuccaarten theils horizontal, theils vertikal, bei den von mir benutzten Cordylinen vollkommen vertikal wie Hauptwurzeln wachsen. Diese Rhizome bestehen bekanntlich aus cylindrischen, stellenweise knollig anschwellenden, saftig parenchymatischen Achsen, welche mit ringförmigen Niederblättern besetzt sind, und sehr zahlreiche, verzweigte, ganz unregelmässig gestellte Wurzeln erzeugen. Die zu meinen Versuchen benutzten Rhizome waren in verhältnissmässig kleinen Töpfen gewachsen und nur ein oder zwei Jahre alt, 1—3 cm dick, 10—20 cm lang; an grossen alten Exemplaren erreichen sie dagegen Armsdicke, und 30—40 cm und mehr Länge. Die vertikal abwärts wachsenden Rhizomäste endigen nicht in einer schlanken Terminalknospe, sondern sehen am organischen Ende aus wie quer abgestutzt, und wenn sie beim Abwärtswachsen auf den Boden des Topfes aufstossen, werden sie wie weiche, plastische Massen breitgedrückt. Seitenknospen entstehen an ihnen nur selten, und solange der aufrechte Laubstamm in vollem Wachsthum begriffen ist, verhalten sich die neu entstehenden Rhizomsprosse ganz wie die eben beschriebenen, sie wenden sich schon in frühester Jugend bei den Cordylinen vertikal abwärts und sind von vorn herein auffallend dick, umsomehr, je näher am abwärts gekehrten Ende des Muttersprosses sie entspringen. Nur wenn der aufrechte Laubstamm abgeschnitten wird oder aus irgend einer Ursache sein Wachsthum einstellt, kommen aus dem obern Theil des Rhizoms Laubknospen zum Vorschein, von denen ich nicht angeben kann, ob sie schon längere Zeit vorher als ruhende Augen vorhanden waren, oder erst neu entstehen, ein Unterschied, der übrigens hier ebensowenig wie bei Vöchting's Beobachtungen zu bedeuten hat, da die fraglichen Ursachen bei der Anlage wie bei der Ausbildung der Organe thätig sind.

Die experimentellen Ergebnisse mit diesen Rhizomen treten nun nicht ganz so prägnant hervor, wie ich erwartet hatte, weil einige an sich höchst interessante Nebenerscheinungen sich geltend machen, die ich nachher beschreiben werde. Dennoch ist soviel sicher, dass die Regenerationserscheinungen an den Rhizomen, soweit sie deutlich sind, für meine Ansicht und gegen Vöchting sprechen. Ein weiterer Uebelstand liegt in der sehr langen Dauer, welche die einzelnen Versuche beanspruchen, es sind immer mehrere

Wochen oder Monate nöthig, und nur bei hoher Sommertemperatur treten die fraglichen Wachsthumsvorgänge ein.

Sogleich im Voraus mag erwähnt werden, dass eine scharf ausgesprochene gegenseitige Abhängigkeit zwischen dem aufrechten Laubspross und den Terminalknospen der dicken Rhizome besteht. Die letzteren können nämlich unter Umständen ihren Rhizomcharakter plötzlich aufgeben, die Knospe wird plötzlich schlank, hört auf, ringförmige Niederblätter zu bilden erzeugt lange Laubblätter, und der sie tragende Achsentheil krümmt sich scharf geotropisch aufwärts, während dieselbe Achse, solange sie den Rhizomcharakter hatte, abwärts oder horizontal wuchs. Diese Erscheinung tritt aber, soweit meine Erfahrungen reichen, nur dann ein, wenn das Wachsthum an der Terminalknospe des aufrecht wachsenden Laubstammes aus irgend einem Grunde sistirt ist, und wenn die Terminalknospe eines Rhizoms lange Zeit aufwärts gekehrt bleibt. Die Erscheinung ist unabhängig vom Licht und beweist, **dass die Schwerkraft bei der Umwandlung eines Rhizoms in einen Laubspross mitwirkt.**

Um nun diejenigen Erfahrungen, welche die Hauptfrage betreffen, klarzulegen, wird es nöthig sein, eine Reihe meiner Versuche speziell zu beschreiben.

1. Yucca filamentosa. Am 1. Juni 1878 wurde von einer kräftigen Pflanze der aufrechte Laubstamm abgeschnitten, das Rhizom aus der Erde genommen und konstatirt, dass es sechs senkrecht abwärts wachsende dicke Aeste besass; darauf wurde dasselbe wieder in seiner normalen Lage in denselben Topf eingepflanzt, und dieser unter einen undurchsichtigen Rezipienten an ein Südfenster gestellt. Nach 40 Tagen war ein etiolirter Laubspross über die Erde emporgekommen, der, wie sich beim Austopfen zeigte, aus dem oberen basalen Theil des Rhizoms entsprang, während etwas tiefer unten ein zweiter noch ganz unterirdischer Spross sich gebildet hatte. Die breiten Terminalknospen der Rhizomäste waren unverändert; einige neue Wurzeln waren oberhalb derselben entstanden. — Als Resultat dieses Versuches ist zu konstatiren, dass durch Entfernung des vertikalen Hauptsprosses das Austreiben von Seitensprossen, und zwar aus dem basalen, nach oben gekehrten Theil des Rhizoms bewirkt wurde, dass dagegen die abwärts gekehrten Endknospen der Rhizomsprosse unverändert blieben; das Rhizom verhielt sich bei der Regeneration betreffs der räumlichen Vertheilung von neuen Sprossen und Wurzeln an Basis und Spitze wie eine vertikale Hauptwurzel, aber nicht wie ein Spross; die Regeneration entsprach also nicht der von Vöchting für die Sprosse aufgestellten Regel, wohl aber dem Duhamel'schen Satz, dass die Knospen über den Wurzeln entspringen.

2. Yucca filamentosa. Im April 1878 wurde der vertikale Laubspross dicht über der Erde abgeschnitten, das ungefähr 15 cm lange, 3—4 cm dicke, reich bewurzelte Rhizom, welches genau senkrecht abwärts ge-

wachsen war, aus der Erde genommen und dann umgekehrt wieder in die Erde gepflanzt, und zwar so, dass die dicke, früher abwärts gekehrte Rhizomknospe nunmehr aufwärts gestellt war und über die Erde emporragte, wo sie am Südfenster dem Lichte ausgesetzt blieb. Am 1. Juni war aus der aufgerichteten Rhizomknospe ein Laubspross mit 5 langen, schmalen, grünen Blättern entstanden, und ausserdem kamen aus dem basalen, jetzt abwärts gekehrten Theil des Rhizoms unterirdisch einige noch wenig entwickelte Seitenknospen zum Vorschein. — Verglichen mit dem vorigen Versuch zeigt dieser, dass die Wegnahme des normalen vertikalen Hauptsprosses allein nicht genügt, um die abwärts gekehrte Endknospe eines Rhizoms zur Bildung von Laubblättern zu veranlassen, dass Letzteres vielmehr erst dann geschieht, wenn das bisher abwärts gekehrte Rhizom aufwärts gekehrt wird.

3. Yucca filamentosa. Eine Pflanze mit daumendickem, senkrecht abwärts gewachsenem Rhizom und einem ebensolchen horizontal ausgewachsenen Ast mit zwei abwärts gekehrten dicken Seitenknospen wurde am 18. April aus der Erde genommen, abgewaschen, sämmtliche Wurzeln abgeschnitten, und dann die ganze Pflanze so umgekehrt, dass der normale Laubspross, nunmehr abwärts gerichtet, in einen mit Wasser gefüllten Glascylinder eintauchte, während das ganze Rhizom oberhalb des letzteren in die Luft hinausragte und vom Licht getroffen wurde: der eine Rhizomast schief aufwärts gerichtet, der andere horizontal. Das Ganze mit einer grossen Glasglocke bedeckt. — Der im Wasser befindliche Laubspross war am 1. Juni nicht weiter gewachsen, dafür aber hatte sich aus der breiten Terminalknospe des aufgerichteten Rhizomastes ein grünblättriger Laubspross gebildet, aus dessen Basis eine neue Wurzel entsprang; auch tiefer abwärts waren zwei neue Wurzeln entstanden. Auch die Knospe des horizontalen Rhizomastes fing bereits an, schmale lange, grüne Laubblätter zu bilden.

4. Yucca filamentosa. 1879. Zwei sehr kräftige Pflanzen wurden ausgetopft, und Ende April die eine in normaler Stellung mit dem knolligen, aus schiefen und horizontalen Aesten bestehenden Rhizom in Wasser gestellt, während der vertikale Laubstamm in die Luft ragte. Die andere Pflanze wurde ganz umgekehrt, der Laubstamm tauchte sammt einem Theil des Rhizoms in Wasser, einer der Rhizomäste war genau aufwärts gerichtet. Beide Pflanzen blieben während zweier Monate dem Licht ausgesetzt. — Nach dieser Zeit hatte die in normaler Stellung befindliche Pflanze an der Unterseite ihrer horizontal ausstreichenden Rhizomäste einige neue Wurzeln von 5—6 cm Länge erzeugt; Seitenknospen oder Bildung von Laubsprossen aus den Rhizomenden war nicht eingetreten. Bei der anderen, umgekehrten Pflanze hatte dagegen die Endknospe des anfgerichteten, knolligen Rhizomastes einen schmalen, grünblättrigen Laubspross gebildet; aus dem Rhizomast selbst kamen auf allen Seiten neue, zum Theil 15—20 cm lange Wurzeln; ein horizontaler und ein schiefer Rhizomast dieser Pflanze hatten

dagegen keine Laubblätter, wohl aber auf ihren Unterseiten neue Wurzeln gebildet.

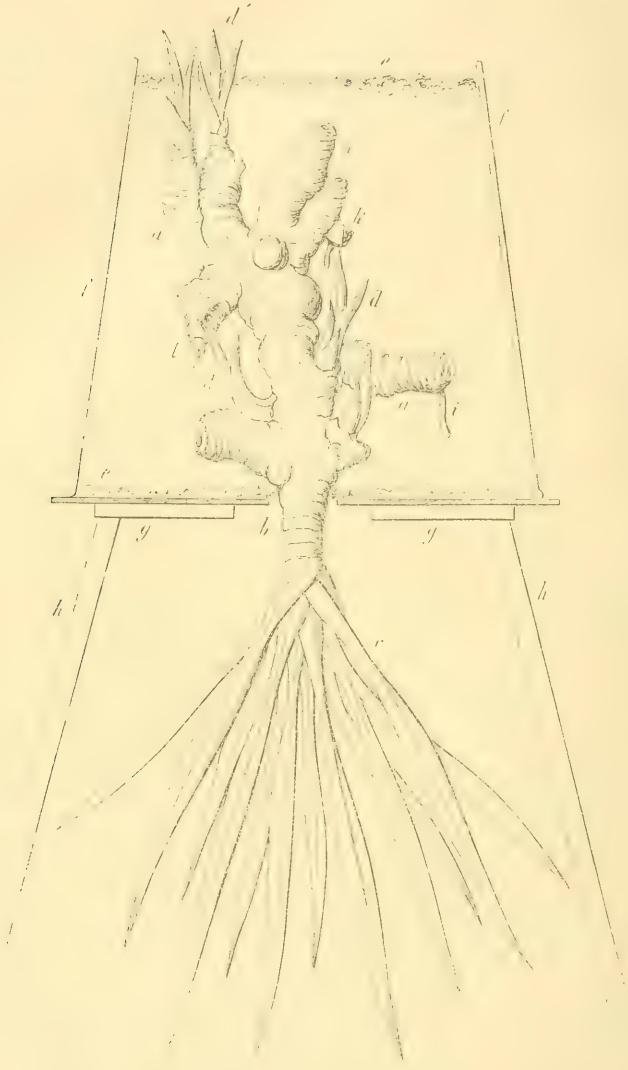


Fig. 121.

Yucca gloriosa: *a a* das Rhizom, *b* Stamm, *c* Blattkrone; *d d* unterirdische Laubsprosse aus dem basalen Theil des Rhizoms; *d'* Laubsprosse aus der Endknospe zweier Rhizomsprosse; — *e e* die Erde des Topfes *f f*; *g g h h* das Holzgestell, auf welchem die umgekehrte Pflanze steht, *i* eine neue Wurzel, *k* und *l* neue Rhizomknospen. — Sämmtliche Wurzeln sind in der Figur weggelassen.

5. Yucca gloriosa. 1879. Eine seit 2—3 Jahren in einem grossen Topf erwachsene kräftige Pflanze wurde in der Art, wie Fig. 121 zeigt, sammt

ihrem Topf umgekehrt aufgestellt, auf einem vierbeinigen Gestell *g h*, an einem sonnigen Platz im Garten. Der aufwärts gekehrte Boden des irdenen Topfes wurde zerschlagen und gänzlich entfernt, der ganze Topf auf dem Gestell durch einen übergestülpten, undurchsichtigen Rezipienten verdunkelt. So blieb die Pflanze von Ende Mai bis Ende September stehen, indem die Erde des Topfes hinreichend feucht gehalten wurde. — Als Ende September der Versuch beendigt, das Rhizom herausgenommen wurde, fand sich, dass von den fünf, ursprünglich abwärts gewachsenen Rhizomsprossen, die während des Versuchs aufwärts gekehrt waren, zwei ihre dicke Endknospe in schlanke etiolirte Laubsprosse umgewandelt hatten, an zweien der anderen waren dicke Rhizomknospen (*k*, *l*) abwärts gerichtet entstanden. Ausserdem fanden sich an dem knolligen, basalen Theil des Rhizoms, der vor dem Versuch aufwärts, während des Versuchs abwärts gekehrt war, vier schmalblättrige, geotropisch aufwärts gerichtete Sprosse als Seitenknospen, die natürlich, da sie noch ganz unterirdisch wuchsen, nicht grün waren. Neue Wurzeln hatte das Rhizom nicht gebildet, ausgenommen eine einzige *i* an der früheren Oberseite, während des Versuchs Unterseite, eines horizontal ausstreichenden Rhizomastes *a*. Aus der Knospe des Hauptstammes dieser Pflanze, die während des Versuchs abwärts gekehrt war, hatte sich während der langen Zeit kein einziges neues Blatt gebildet, sie war also unthätig, und dementsprechend hatte das Rhizom die beschriebenen Laubsprosse *d'* gebildet.

Die Versuche 2—5 zeigen, dass unter sonst ganz verschiedenen Bedingungen **normal abwärts gewachsene Rhizomsprosse** von Yucca, wenn der Hauptstamm abgeschnitten oder unthätig ist, und wenn sie selbst in umgekehrter Lage aufgerichtet sind, **sich in Laubsprosse umwandeln,** und ferner, wenn Seitensprosse aus dem Rhizom überhaupt gebildet werden, dass dieselben aus dem basalen, vor dem Versuch oberen, während des Versuchs unteren Ende des Rhizoms entspringen. Dasselbe zeigten vier daumendicke, etwa 10—12 cm lange Rhizomsprosse von Yucca filamentosa, welche, jeder einzeln für sich, abgeschnitten in aufrechter Stellung, d. h. mit der Knospe nach oben, ganz mit Erde bedeckt eingepflanzt waren. Sie bildeten während des Versuchs (14. Juli bis 9. September 1879) Seitensprosse mit schmalen, etiolirten Laubblättern aus ihren basalen, während des Versuchs abwärts gekehrten Enden. In all diesen Fällen waren also die Seitensprosse so entstanden, als ob die Rhizome nach der von Vöchting aufgestellten Regel vertikale Wurzeln wären.

6. Cordyline cernua. 1878. Am 18. April wurde der Stamm mit seiner Laubblattkrone an der Erdoberfläche abgeschnitten; der einzige etwa 15 cm lange, oben dünne, unten knollig angeschwollene und senkrecht abwärts gerichtete Rhizomspross ausgenommen, und dann sogleich in umgekehrter Lage, also die Knospe aufwärts, in Erde gepflanzt, so dass das dicke Knospenende einige Centimeter hoch in die Luft hinausragte, und

dem Licht ausgesetzt blieb. — Am 9. August hatte das aufgerichtete Knospenende des Rhizoms sich nicht verändert; dafür hatten sich aus dem basalen Ende des Rhizoms, welches, früher aufwärts gekehrt, während des Versuchs nach unten schaute, zwei Laubsprosse gebildet; der eine, etwas weiter aufwärts, war noch junge Knospe, der andere, nahe dem Schnittende entspringend, war hoch über die Erde herausgewachsen, hatte einen mit zahlreichen neuen Seitenwurzeln versehenen, etwa 10 cm langen Stammtheil, dessen unterirdische Blätter klein und schuppenförmig waren, während er oberhalb der Erde 5 normale Laubblätter trug.

Auch hier war es also der basale Theil des Rhizomsprosses, der ursprünglich oben gelegen hatte, während des Versuches aber abwärts gekehrt war, welcher Laubknospen erzeugte, im Gegensatz zu der von Vöchting für Sprosse aufgestellten Regel, aber in Uebereinstimmung mit meiner Annahme, dass dasjenige Ende eines Pflanzentheils, welches während seines normalen Wachsthums **aufwärts** gekehrt **war**, bei der Regeneration **Knospen** bildet.

7. Cordyline calocoma. 1879. Eine mehrjährige, mit etwa 50 Blättern am Hauptstamm besetzte Pflanze wurde ausgetopft, nachdem der Hauptstamm abgeschnitten war. Die beiden knolligen, kurzästigen, abwärts gerichteten Rhizomsprosse wurden von einander getrennt und umgekehrt, d. h. mit den Rhizomenden aufwärts in Erde gepflanzt und mit solcher vollständig bedeckt. Nach 43 Tagen (Mai — Juli) hatte sich an den kräftigeren Rhizomen aus einer aufwärts gekehrten dicken Knospe ein schlanker Laubspross mit fünf grünen, grossen Blättern gebildet; unterhalb seiner Basis entsprangen aus dem dicken Theil der Achse zwei kräftige, reich verzweigte Wurzeln, ebenso war eine Wurzel unter dem Scheitel eines dicken Rhizomastes, welcher keine Laubblätter getrieben hatte, entstanden. Aus dem basalen Stück des knolligen Rhizoms war ausserdem ein Laubspross entsprungen, ganz nahe über der Schnittfläche, und tiefer als einige Wurzeln, welche ebenfalls aus dem basalen Theil des Rhizoms entsprangen. In diesem Falle waren also neue Wurzeln oberhalb eines Seitensprosses entstanden, was sowohl der Vöchting'schen Regel wie meiner Ansicht widersprechen würde, es ist jedoch zu beachten, dass sämmtliche neugebildete Wurzeln unterhalb des kräftigen, oben erwähnten Laubsprosses standen und dass, abgesehen hiervon, wenn man sich den ganzen Rhizomkörper nach dem Versuch wieder in seiner normalen Lage denkt, die Wurzeln unterhalb des regenerirten Seitensprosses stehen würden, so dass die räumliche Anordnung beider eine Folge der **früheren** Einwirkung der Schwerkraft wäre. Dem entspricht auch das Verhalten des anderen, oben erwähnten Rhizomsprosses, der ebenfalls umgekehrt, mit der Knospe aufwärts eingepflanzt war; seine Endknospe war beschädigt und konnte deshalb nicht austreiben; aber dicht unter ihr waren kräftige Wurzeln ausgetrieben, während sich am basalen Ende des Rhizoms etiolirte unterirdische Laubknospen zeigten. Auch für

diesen Spross gilt also Duhamel's Regel, wenn man beachtet, dass der Einfluss der Schwerkraft, welcher während des normalen Wachsthums stattfand, zur Zeit der Regeneration nachwirkte.

8. Cordyline rubra. 1879. 14. Juli bis 9. September. Der Versuch war ganz in derselben Weise wie No. 7 eingerichtet, nur waren die abgeschnittenen und umgekehrt unterirdisch gepflanzten Rhizomstücke viel kräftiger. Das eine mit vier dicken, vertikalen Aesten besetzte Rhizomstück hatte aus keinem der Rhizomenden selbst einen Laubspross gebildet; an dem einen Ast war die Endknospe beschädigt, und dicht unterhalb derselben war während des Versuchs eine lange, reichverzweigte Wurzel entstanden; das basale, früher aufwärts, während des Versuchs abwärts gekehrte Ende des Rhizoms hatte drei schlanke, 2—6 cm lange Laubsprosse als Seitenknospen gebildet. Der Erfolg entspricht hier also ganz dem unter No. 7 Gesagten. — Der zweite, mit drei dicken Aesten versehene Rhizomspross hatte aus einem derselben durch Metamorphose der Endknospe einen kräftigen Laubspross mit drei grossen grünen Blättern erzeugt, unterhalb desselben war aus dem Rhizomtheil eine verzweigte Wurzel entsprungen; eine solche, besondere kräftige und reich verzweigte fand sich auch neben der Endknospe eines der anderen Rhizomäste, und endlich war eine noch wenig entwickelte, schlanke, geotropisch aufwärts gerichtete Laubknospe aus dem basalen Theil des Rhizoms unterirdisch entstanden. Dieser Rhizomspross entsprach also dem ersten, unter No. 7 erwähnten.

9. Cordyline rubra. 1879, Mai bis Ende September (vergl. Fig. 122). Eine kräftige, mehrjährige Pflanze, mit ungefähr 50 cm hohem Stamm und reicher Blattkrone in einem grossen irdenen Topf eingewurzelt, wurde ohne weitere Störung, wie Fig. 122 zeigt, umgekehrt auf einem vierbeinigen Gestell an einem sonnigen Platz im Garten aufgestellt, der Boden des Topfes ausgeschlagen, und dann der Topf verdunkelt. — Während der Versuchsdauer wuchs, im Gegensatz zu der oben erwähnten, ebenso behandelten Yucca gloriosa (No. 5), der abwärts gekehrte Laubstamm kräftig fort, krümmte sich dem entsprechend innerhalb der Blattkrone geotropisch aufwärts und erzeugte aus der Knospe mehrere neue Blätter. In Uebereinstimmung hiermit hatte keiner der drei sehr kräftigen, früher vertikal abwärts gerichteten, während des Versuchs aufwärts gerichteten Rhizomsprosse aus seiner dicken Knospe einen Laubspross gebildet, die Rhizomenden waren mit Ausnahme von einem, und zwar des dünnsten, gar nicht gewachsen; alle hatten aber dicht unter ihrer Knospe lange, sehr kräftige, verzweigte Wurzeln ausgetrieben; einige neue Wurzeln kamen auch weiter gegen die Basis der Rhizomsprosse hin hervor. Bezieht man diese neuen Wurzeln auf den abwärts gekehrten Hauptstamm der ganzen Pflanze, so standen sie allerdings oberhalb des wachsenden Sprosses; aber auch hier kann man die Ansicht geltend machen, dass

durch die prädisponirende Einwirkung der Schwere während der langen Zeit des normalen Wachsthums die wurzelbildende Substanz sich in die damals

Fig. 122.

Cordyline rubra. Topf, Erde und Holzgestell wie in Fig. 121, sind hier weggelassen; nur die Pflanze selbst am Ende des Versuchs gezeichnet; ebenso sind alle alten Wurzeln des Rhizoms weggelassen. — *a a* Rhizom, *b* Hauptstamm, *c* Blattkrone, geotropisch aufwärts gekrümmt; *d d* die während der Versuchsdauer entstandenen Wurzeln; die alten Wurzeln sind weggelassen.

abwärts gekehrten Rhizomenden gezogen hatte, aus denen sie nun in Form von Wurzeln während des Versuchs gerade hervortrat, als wenn die Pflanze in ihrer normalen Stellung verblieben wäre. — Betreffs der Korrelation zwischen Hauptspross und Rhizom ist noch zu erwähnen, dass unterhalb des aufgerichteten Endes des kräftigsten Rhizomsprosses während des Versuchs ein dicker Seitenspross mit einer Wurzel entstanden war, der sich durch seine Dicke und Blattbildung als junges Rhizom zu erkennen gab und dementsprechend sich geotropisch abwärts wendete.

10. Cordyline rubra. 1879. Von einer Pflanze mit ungefähr 40 cm hohem Hauptstamm, an welchem unten ein senkrechter kräftiger Rhizomspross entsprang, wurde das untere Ende des letzteren abgeschnitten, und die Pflanze wieder wie vorher in Erde gesetzt. Als sie nach etwa 6 Wochen im Spätherbst aus der Erde genommen wurde, zeigte sich über dem Querschnitt am untern Rhizomende eine dicke, etwa centimeterlange, senkrecht abwärts gekehrte Seitenknospe, offenbar ein Rhizomspross, aus welchem auch einige Wurzeln entsprangen. Ich erwähne diesen Versuch hier nur deshalb, weil hier, wie bei einigen der vorhergehenden Versuche, es sich besonders deutlich zeigte, dass an dem unteren Ende eines abwärts wachsenden Rhizomsprosses sich wieder ein Rhizomspross bildet, während aus dem oberen basalen Ende von Rhizomsprossen entspringende Seitenknospen sich als Laubsprosse ausbilden. Nach dem in § 1 geltend gemachten Prinzip würde man annehmen können, dass zur Bildung von Rhizomsprossen andere Substanzen nöthig sind, als zu der der Laubsprosse, und dass diese in Folge der Einwirkung der Schwere immer nach dem untersten Ende des Pflanzentheils, in welchem sie enthalten sind, zu gelangen suchen, um dort Rhizomknospen zu bilden. Eine ganz ähnliche Erscheinung beobachtet man an den dicken Luftwurzeln der Monsteren und andern grossen Aroïdeen: wird die herabhängende Spitze derselben beschädigt oder abgeschnitten, so tritt sofort eine Seitenwurzel auf, die sich ebenfalls senkrecht abwärts kehrt und so gewissermassen die verloren gegangene Spitze der Mutterwurzel ersetzt; eine Erscheinung, die deshalb Beachtung verdient, weil die frei herabhängenden Luftwurzeln dieser Pflanzen, so lange ihr Vegetationspunkt unbeschädigt ist, sich niemals verzweigen.

Als Hauptergebniss dieser zehn Versuche mit Yucca und Cordyline betrachte ich zwei Thatsachen: 1. **dass die dicken, ursprünglich abwärts gekehrten Rhizomknospen sich unmittelbar in Laubsprosse fortsetzen können, vorausgesetzt, dass die Knospe des bisherigen aufrechten Hauptstammes keine Laubblätter produzirt, und dass der Rhizomspross selbst mit seiner Spitze aufwärts gekehrt ist.** Offenbar erinnert dieser plötzliche Uebergang eines wurzelähnlichen Rhizomastes in einen Laubspross an die Verwandlung einer wirklichen Wurzelspitze von Neottia und

Anthurium[1]) in eine Laubknospe, und es wäre zu untersuchen, ob nicht in diesen Fällen ähnliche Bedingungen der Umwandlung zu Grunde liegen, was weiteren Beobachtungen überlassen bleiben mag. Betreffs des von mir an den Aloïneen beobachteten Vorgangs könnte man zweierlei Auffassungsweisen geltend machen: man könnte sich vorstellen, dass die Bildungssubstanz eines Rhizomsprosses so beschaffen ist, dass sie durch die blosse Umkehrung die Eigenschaften annimmt, welche zur Bildung eines Laubsprosses nöthig sind; oder aber, man könnte sich vorstellen, dass in dem Rhizom auch solche Substanz mit enthalten ist, welche einen Laubspross erzeugen kann; dass diese aber bei normaler Lage des Rhizoms sich aufwärts bewegt, und so in dem nach oben gekehrten Basaltheil des Rhizoms Laubknospen bildet, oder durch den Stamm emporsteigend bis in die Knospe der Blattkrone gelangt, um dort verwendet zu werden. 2. Soweit es sich bei meinen Versuchen mit Aloïneen um Bildung von Seitenknospen und Wurzeln handelt, entsprechen, wie wiederholt betont wurde, die Resultate keineswegs der Vöchting'schen Regel, wonach am organisch-basalen Ende der Sprosse Wurzeln, am apikalen aber Knospen entstehen sollen; vielmehr verhalten sich die abwärts gewachsenen Rhizomsprosse nach der von Vöchting für die Wurzeln aufgestellten Regel, indem sie am basalen Ende Knospen, am apikalen Wurzeln erzeugen. Mit der blossen Konstatirung dieser Thatsache ist schon gesagt, dass es sich hier gar nicht um den sogenannten morphologischen Unterschied von Sprossen und Wurzeln handelt, und dass ebenso die von Vöchting angenommene Bedeutung von Spitze und Basis nicht besteht. Dagegen glaube ich, dass diese Thatsachen gerade so wie zahlreiche von Vöchting selbst beobachtete Erscheinungen dahin zu deuten sind, dass die räumliche Vertheilung von Wurzeln und Knospen, welche an einem regenerationsfähigen Stück entstehen, ganz vorwiegend davon abhängt, welches Ende des betreffenden Organstückes während seines normalen Wachsthums aufwärts, und welches abwärts gekehrt war, so dass diese räumliche Vertheilung selbst als eine Wirkung der Schwere, (vielleicht unter Mitwirkung des Lichts) aufzufassen ist. Trägt man dieser Nachwirkung bei Beurtheilung der Erscheinungen genügend Rechnung, so bleibt also der alte Duhamel'sche Satz, dass es gegen die Natur sei, wenn Wurzeln oberhalb der Knospen entspringen, in Geltung, und ebenso die von Duhamel hinzugesetzte Bemerkung, dass es scheine, als ob die zur Bildung der Sprosse geeignete Substanz eine Tendenz habe, aufwärts zu steigen, die zur Wurzelbildung geeignete aber nach unten hin strebe. Ist dies aber, wie ich kaum zweifle, richtig, so ist mit den von Vöchting und mir konstatirten Thatsachen eine

[1]) Und, wie ich ebenfalls fand, von Platycerium Willinkii und Pl. alcicorne. Zusatz 1892.

ganz allgemein im Pflanzenreich verbreitete Wirkung der Schwere, mit der vielleicht eine gleichsinnige Wirkung des Lichts verbunden ist, konstatirt.

§ 6.

Ich habe die Einwirkung des Lichts auf die Bewegung der wurzelbildenden und sprossbildenden Stoffe bisher nur ganz nebenbei mit erwähnt, und möchte hier noch Einiges darüber beibringen. Wenn überhaupt das Licht in ähnlicher Weise wie die Gravitation auf die Bewegung organbildender Stoffe einwirkt, so wird die resultirende Richtung dieser Wirkung auf die freistehende, allseitig beleuchtete Pflanze ebenfalls eine vertikale oder nur wenig davon abweichende sein müssen, also im Allgemeinen mit der Richtung zusammenfallen, in welcher auch die Schwere wirkt; denn für die Pflanze kommt weit weniger das direkte Sonnenlicht, als das vom gesammten Himmelsgewölbe reflektirte in Betracht, und es leuchtet ein, dass, wenn dieses allseitig vom Himmelsgewölbe zurückgestrahlte Licht allseitig um eine freistehende Pflanze herum annähernd symmetrisch vertheilt ist, die Wirkung so sein muss, als ob die Pflanze vom Zenith aus allein beleuchtet würde. Nehmen wir nun ferner noch an, die Einwirkung des Lichtes auf die Bewegung der organbildenden Stoffe sei eine doppelte (nämlich positive und negative), wie die der Schwere: die wurzelbildende Substanz werde in der Richtung des Strahles von der Lichtquelle hinweg, die sprossbildende dagegen zur Lichtquelle hingetrieben; so ergiebt sich, dass unter gewöhnlichen Wachsthum-verhältnissen von Pflanzen mit orthotropem Hauptstamm die Wirkungen von Licht und Schwere gleichsinnig stattfinden müssen. Dass aber eine solche Wirkung des Lichts existirt, dafür liegen wenigstens einige Erfahrungen gegenwärtig vor. Dass Wurzelanlagen an oberirdischen Stengeltheilen am Auswachsen verhindert werden, wenn sie überhaupt beleuchtet sind, habe ich schon in meinen § 2 erwähnten Untersuchungen beschrieben, und lässt sich überaus leicht an den Wurzelanlagen des Stammes von Cucurbita konstatiren; es bedarf nur der Verdunklung der betreffenden Stammstelle, um ein lebhaftes Wachsthum der Wurzelanlagen hervorzurufen. (Vergl. meine „Vorlesungen“ II. Aufl. p. 539.) Viel wichtiger als die Konstatirung dieser Thatsache ist es aber, dass die Wurzelbildung in einer ganz bestimmten Beziehung zur Richtung des Lichtstrahls steht. Pfeffer konstatirte, dass an dem Thallus von Marchantia die Wurzelanlagen nur auf der Schattenseite entstehen, und von der Lichtquelle hinwegwachsen. An den flachen Sprossen von Lepismium radicans, welche wie viele andere Kakteen unter ihrer fortwachsenden Spitze gern Luftwurzeln bilden, beobachtete Vöchting (l. c. pag. 148 ff.), dass bei einseitiger Beleuchtung immer nur die auf der Schattenseite befindlichen Wurzelanlagen auswachsen. Betreffs des Epheu's zeigte ich sodann, dass die Luftwurzeln auf jeder der beiden Hauptseiten entstehen können, je nachdem die eine oder andere beschattet ist („Arbeiten“

II, pag. 267). In neuester Zeit haben Leitgeb[1]) und Andere[2]) eine derartige Lichtwirkung, die sich nicht bloss auf die Haarwurzeln, sondern auch auf die Geschlechtsorgane bezieht, an den Farnprothallien nachgewiesen: durch die Beleuchtung der Oberseite wird die wurzelbildende und die archegonienbildende Substanz nach der Schattenseite hin gedrängt und bildet dort Haarwurzeln und Archegonien, selbst dann, wenn die bisherige Unterseite von unten beleuchtet wird, wobei die neuen Wurzeln und Archegonien auf der beschatteten Oberseite entstehen.

Ich habe schon früher[3]) betreffs der heliotropischen Krümmungen den Gedanken zur Geltung zu bringen gesucht, dass es sich dabei gar nicht um die stärkere Beleuchtung der Lichtseite und die schwächere der Schattenseite handelt (wie P. Decandolle es auffasste), sondern nur darum, dass der Lichtstrahl in einer bestimmten Richtung durch den heliotropischen Pflanzentheil hindurchgeht, dass also, um es noch klarer zu bezeichnen, die heliotropische, positive oder negative Krümmung auch dann eintreten würde, wenn das reizbare Organ vollständig durchsichtig wäre, wobei natürlich die der Lichtquelle zugekehrte Seite und die von ihr abgekehrte gleich stark beleuchtet sind. Diese, wie es scheint, von Wiesner[4]) vollständig missverstandene Ansicht lässt sich nicht nur auf alle heliotropischen Krümmungen anwenden, sondern auch auf die vorhin genannten Fälle der Wurzelbildung auf der Schattenseite einseitig und quer zu ihrer Wachsthumsachse beleuchteter Pflanzentheile. Versucht man es, die oben genannten Thatsachen ohne jede theoretische Voreingenommenheit auf einen klaren Ausdruck zu bringen, so können wir offenbar sagen, die wurzelbildende Substanz wandert in diesen Fällen in der Richtung des Lichtstrahles von der Lichtquelle hinweg, also nach der Schattenseite hin[5]), und sie würde dies wahrscheinlich auch dann thun, wenn der wurzelbildende Pflanzentheil gar kein Licht absorbirte, also die Beleuchtung desselben auf beiden Seiten gleich intensiv wäre, da es meiner Ansicht nach, gerade so wie bei der Wirkung der Gravitation auf die Pflanze, ganz allein auf die **Richtung**

[1]) Flora 1879, No. 20.

[2]) Botan. Zeitg. 1879, No. 44, 45.

[3]) Flora 1876, p. 65. H. Müller sagt daselbst, nachdem er auf die alte Theorie des Heliotropismus hingewiesen: „Zu einer ganz anderen Ansicht über die heliotropische Wirkung — gelangte Sachs bei seinen Untersuchungen über Geotropismus; er sah sich zu der Annahme veranlasst, dass auch bei den heliotropischen Krümmungen, ganz ebenso wie bei den geotropischen, es nicht auf eine Differenz der Intensität der einwirkenden Kraft auf entgegengesetzten Seiten des Organs ankommen möchte, dass vielmehr die heliotropische Wirkung des Lichts bloss auf der Richtung desselben beruhe".

[4]) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich. Wien 1878, p. 29.

[5]) Ebenso wandert das Protoplasma von Äthalium, wenn es soeben über die Lohe hervorgetreten ist und von oben beleuchtet wird, in diese zurück.

der wirkenden Kraft als Reizmittel ankommt. Soweit meine Auffassung den positiven und negativen Heliotropismus betrifft, ist sie bereits durch die citirte Arbeit Hermann Müller's mit Thatsachen gestützt worden, und eine unter meiner Leitung gemachte Beobachtungsreihe von Francis Darwin ist in demselben Sinne zu verwthen [1]).

Meine Ansicht, dass die wurzelbildende Substanz deshalb auf der Schattenseite der querdurchleuchteten Prothallien, Hedera- und Lepismiumzweige u. s. w. zum Vorschein kommt, weil sie sich in der Richtung des Lichtstrahls von der Lichtquelle fortbewegt, könnte man kürzer vielleicht mit den Worten formuliren, sie werde von der Lichtquelle abgestossen, womit indessen über die wahre Natur der Wirkung, welche das Licht in der Pflanze ausübt, durchaus nichts ausgesagt sein soll; der gebrauchte Ausdruck soll eben nur den Vorgang, um den es sich handelt, in seinem Resultat veranschaulichen.

Bei den Brutknospen von Marchantia, den Lepismiumzweigen, den Prothallien und Epheustengeln handelt es sich um solche Versuche, wo das Licht quer zur Wachsthumsachse durch die Pflanze geht, und dem entsprechend auch die Bewegung der wurzelbildenden Substanz den Pflanzentheil quer durchsetzt; in einen aufrechten Stamm, in welchen das Licht überhaupt eindringen kann, dringt es nun vorwiegend schief von oben allseitig ein, und wenn wir die eben geltend gemachte Vorstellungsweise festhalten wollen, so folgt ohne Weiteres, dass die im Stamm etwa enthaltene wurzelbildende Substanz der Längsachse parallel abwärts getrieben werden muss, also in derselben Richtung, in welcher sie von der Erde angezogen wird.

Zunächst sollten diese wenigen Bemerkungen über die Wirkung des Lichts auf die Entstehungsorte der Organe nur zur Vervollständigung des in dieser Beziehung über die Schwerkraft Gesagten dienen; eine erschöpfende Klarlegung meiner angedeuteten Ansicht über das Licht als Reizmittel bei heliotropischen Erscheinungen und den hier besprochenen Vorgängen gedenke ich später anderwärts zu geben.

Würzburg, im Dezember 1879.

Zusatz 1892.

Eine zusammenfassende, von den hier aufgestellten Gesichtspunkten ausgehende Darstellung habe ich in meinen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" besonders in der II. Aufl. von 1887 in der 5. Reihe zu geben gesucht.

[1]) Jedenfalls zeigt die von Müller und Darwin auf meine Anregung und in meinem Laboratorium konstatirte Thatsache, dass negativ heliotropische Organe ebenso wie die positiv heliotropischen bei allseitiger Beleuchtung langsamer als im Finstern wachsen, dass also die de Candolle'sche, von Wiesner wieder aufgenommene Theorie des positiven Heliotropismus auf den negativen keine Anwendung finden kann.

XLIII.

Stoff und Form der Pflanzenorgane.

(Fortsetzung.)

1882.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. Bd. II. 1882, p. 689.)

§ 7.

In meinem ersten, unter diesem Titel erschienenen Aufsatz, p. 1159 des vorliegenden Bandes, suchte ich gegenüber der herkömmlichen, rein formalen Betrachtung der Pflanzengestalt dem Gedanken Eingang zu verschaffen, dass die organischen Formen gerade so, wie die der Krystalle und alle anderen Gestaltungen in der Natur durch die Thätigkeit von Kräften hervorgerufen werden, welche von der Natur der betreffenden Materie unmittelbar abhängen. Ich habe zu diesem Zweck eine Reihe älterer und neuer Beobachtungen von mir zusammengestellt und sah mich zugleich veranlasst, auf Vöchting's Buch „Ueber Organbildung im Pflanzenreich" näher einzugehen, speziell deshalb, weil der Verfasser dieses Buches nach dem ganzen Tenor desselben sich als Vertreter der alten, von mir angegriffenen Vorstellungsweise zu erkennen giebt, was besonders darin hervortritt, dass derselbe neben den gewöhnlichen Kräften der Materie auch noch geheimnissvolle andere, sogenannte morphologische Kräfte (nach Francis Darwin morphological forces) in Anspruch nimmt, wie mit aller Bestimmtheit daraus hervorgeht, dass Vöchting

[1]) Die hier folgende Fortsetzung zu der Abhandlung über „Stoff und Form" musste, sehr gegen meinen Wunsch, zum Theil in polemischer Form gehalten werden; dass ich sie trotz dem in der Vorrede Gesagten hier aufnehme, geschieht, weil es sich um eine Auseinandersetzung von prinzipieller Wichtigkeit für die ganze Pflanzenphysiologie handelt und weil manche der von mir hier aufgestellten Sätze gerade in Kontrast zu den von Vöchting vertretenen Lehren der alten Morphologie erst ganz klar hervortreten. Zugleich giebt mir die von ihm in die Diskussion hereingebrachte Pangenesis Darwin's eine Gelegenheit, mich gegen diese Lehre auszusprechen. Zusatz 1892.

die Differenz von „Spitze und Basis" der Pflanzenorgane als eine in der Pflanzensubstanz thätige „Kraft" oder Bewegungsursache behandelt, von der er annimmt, dass sie erblich sei.

Es stehen also zwei ganz verschiedene Auffassungen einander gegenüber und es handelt sich keineswegs bloss um eine Diskussion über einzelne Erscheinungen des Pflanzenlebens, sondern um den radikalen, prinzipiellen Gegensatz zwischen formaler Morphologie und streng naturwissenschaftlicher Auffassung des Pflanzenlebens.

Vöchting hat sich veranlasst gefunden, meine genannte Abhandlung von seinem Standpunkt aus gerade so zu kritisiren, als ob wir beide von denselben Gesichtspunkten ausgingen, und es ist natürlich, dass auf diese Weise seine Entgegnung durchaus unzutreffend werden musste. In solchen Fällen ist es immer schwierig, durch eine Replik die Sache wieder in Ordnung zu bringen, auch würde ich es kaum für nöthig halten, die Aeusserungen Vöchting's zurückzuweisen, wenn derselbe nicht wiederholt mir Ansichten unterschöbe, die einem in der Sache nicht orientirten Leser nothwendig eine ganz falsche Vorstellung von meiner wissenschaftlichen Persönlichkeit beibringen müssen. Ich wünsche nicht, dass dies so aufgefasst werde, als ob Vöchting meine Ansichten absichtlich entstellt habe, vielmehr bin ich überzeugt, dass sein Verfahren nur daraus entspringt, dass er selbst meine Ansichten völlig missverstanden und sie auf dem Boden seiner eigenen Bildung beurtheilt hat.

Zu meinem Bedauern bin ich daher genöthigt, bevor ich eine Reihe neuer Beobachtungen für meine Ansicht beibringe, noch einmal den Sinn und Zweck meiner von Vöchting gänzlich missverstandenen Abhandlung darzulegen. Dies wird am klarsten geschehen, wenn ich zeige: erstens, dass Vöchting meine Ansichten mit solchen verwechselt, die genau das Gegentheil derselben sind und die ich bekämpfe; zweitens, dass Vöchting meinen genannten Aufsatz nicht genau gelesen und einige meiner Hauptargumente vollständig übersehen hat; drittens, dass die von Vöchting neu beigebrachten Thatsachen in keiner Weise geeignet sind, meine Ansicht über „Stoff und Form" irgendwie zu modifiziren.

Betreffs des ersten Punktes, der Verwechselung meiner Ansichten mit der von mir abgewiesenen älteren Anschauung, sei zunächst hervorgehoben, was Vöchting in der Botanischen Zeitung, 1880, pag. 609, sagt: „In einem Werke, das sich in Aller Händen befindet, entwickelte Darwin vor zwölf Jahren Vorstellungen, welche mit den jetzt von Sachs veröffentlichten in wesentlichen Punkten übereinstimmen, und die er (Darwin) unter der Bezeichnung: Provisional hypothesis of Pangenesis zusammenfasst. Es ist nicht nothwendig, hier auf das Uebereinstimmende und Abweichende der beiden Anschauungen näher einzugehen. Von Bedeutung für uns ist nur, dass Darwin so weit geht, specifische Theilchen selbst für jede Zelle anzunehmen, während Sachs geneigt ist, von nur zwei Bildungsstoffen auszugehen u. s. w. — Weiter kommt hier und zwar sehr wesentlich in Be-

tracht, dass Darwin's Gemmules sich unabhängig von äusseren Einflüssen nach allen Orten des Körpers hin bewegen, dass dagegen die spross- und wurzelbildenden Substanzen nach Sachs eine verschiedene Reaktionsfähigkeit gegen Licht und Schwere besitzen."

Es wäre sehr schwer, irgendwo eine grössere Konfusion der widerstreitendsten Ansichten als in diesen Sätzen aufzufinden. Zunächst ist die grosse Ungenauigkeit zu berichtigen, als ob ich, wie Vöchting sagt, nur zweierlei Substanzen oder Stoffmischungen, nämlich sprossbildende und wurzelbildende, angenommen hätte. Pag. 455 habe ich ausdrücklich gesagt, dass es sich nicht bloss um wurzelbildende und sprossbildende Stoffe handeln könne, dass wir vielmehr eben so viele specifische Bildungsstoffe werden annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind.

Nun aber zu der von Vöchting behaupteten Aehnlichkeit meiner Ansichten mit Darwin's Pangenesis: gerade gegen diese letztere ist meine Theorie von Stoff und Form gerichtet, weil sie ganz und gar auf dem Boden eines jeder Naturwissenschaft widersprechenden morphologischen und zugleich grob materialistischen Prinzips steht. Was sind denn Darwin's Gemmules? Bestehen sie aus Phosphor oder Kalium, oder sonst einem Element der Pflanzennahrung, sind es chemische Verbindungen der Aschenbestandtheile, sind es Pflanzenstoffe, wie Stärke, Zucker, Eiweiss? Sind die Gemmules etwa Atome, oder Moleküle, oder Nägeli'sche Micellen? Wer Darwin's Pangenesis gelesen hat, wird das gewiss abweisen. Die in der Pflanze nach allen Richtungen herumfahrenden Gemmules sind vielmehr Keime, erfunden zu dem Zwecke, die Erblichkeitstheorie begreiflich zu machen. Die „provisional hypothesis" von Darwin ist eine blosse Wiederaufwärmung der Einschachtelungstheorie des vorigen Jahrhunderts, auf die ich in meiner Geschichte der Botanik (pag. 436) hingewiesen habe. Nach dieser Theorie sind bekanntlich in einem Spermatozoid Adam's alle Generationen des Menschengeschlechtes vorgebildet enthalten gewesen, und wenn Darwin von seinen Gemmules nicht dasselbe behauptet, so zieht er eben einfach nicht die Konsequenz, welche er ziehen müsste. Zudem ist aber die alte Einschachtelungstheorie auch klarer, denn welchen Sinn findet man in Darwin's Satze (Das Variiren der Thiere und Pflanzen, II, pag. 471): **„Eichen und Pollenkörner, der befruchtete Same oder das befruchtete Ei, eben so gut wie Knospen, enthalten eine Menge von Keimen, oder bestehen hieraus, welche von jedem einzelnen Atom des Organismus abgegeben werden."**[1])

[1]) Diese Darwin'schen Keime, die von den Atomen abgegeben werden und Nägeli's „Idioplasma", das in Form unsichtbar feiner Fäden den Organismus durchzieht, sind wohl die sonderbarsten Blüthen, welche die moderne Naturwissenschaft gezeitigt hat: trotzdem hat jede dieser Lehren sofort ihre begeisterten Anhänger gefunden. Der einzige Berechtigungsgrund einer Hypothese oder einer Theorie liegt darin, dass sie fruchtbar ist, dass aus ihr neue Gedanken, neue Forschungswege ge-

Dass eine solche Ansicht ausserhalb jeder ernsten Naturwissenschaft liegt, wird jeder physikalisch Gebildete ohne Weiteres zugeben. Niemand kann sich daher meine Ueberraschung denken, als ich in Vöchting's Erwiderung las, dass meine Ansicht über die Gestaltung der Pflanzenwelt irgendwelche Aehnlichkeit mit der Pangenesis haben sollte, und Vöchting leitet diese Behauptung sogar mit den Worten ein: „Die fragliche Anschauung (nämlich die meinige über Stoff und Form) war mir seit langer Zeit wohlbekannt", worauf die oben citirten Sätze folgen. Wer meine seit 25 Jahren erschienenen wissenschaftlichen Arbeiten auch nur halbwegs verstanden hat, wird zugeben, dass zwischen meiner gesammten Naturauffassung und der Darwin'schen Pangenesis keinerlei Aehnlichkeit besteht, dass hier vielmehr zwei prinzipiell verschiedene Weltansichten einander gegenüberstehen. — Es ist nun in der That ein schwieriges, psychologisches Problem, wie es Vöchting gelingen konnte, diese Verwirrung anzurichten. Ich kann nur annehmen, dass er selbst die Darwin'sche Pangenesis für richtig hält und deshalb geglaubt hat, auch ich hielte sie für richtig. Eine Stütze findet diese Vermuthung in dem Satze Vöchting's, Botan. Ztg. 1880, pag. 618: „Da nach ihr (nämlich der Pangenesis von Darwin) die Keimchen unabhängig von äusseren Kräften durch alle Theile des Körpers **diffundiren**, so ist sie mit allen Thatsachen wohl vereinbar." Welchen Sinn hat es nun, wenn Vöchting fortfährt: „Würde man aber die Frage stellen, ob diese Hypothese beim heutigen Stand unserer naturwissenschaftlichen Erkenntniss eine nothwendige sei, so dürfte die Antwort je nach dem Standpunkt der Beurtheiler jedenfalls sehr verschieden ausfallen."

Die Frage, wie er meine Ansicht mit der Pangenesis irgendwie in Kontakt bringen konnte, ist damit aber noch nicht gelöst. Ich glaube die Lösung aber darin zu finden, dass Vöchting den von mir gebrauchten Ausdruck: sprossbildender oder wurzelbildender Stoff eben nicht nach dem Wortlaut der deutschen Sprache aufgefasst, sondern, weil ihm die Pangenesis im Kopfe lag, darunter etwas ganz anderes verstanden hat; ich bin also genöthigt, zu erklären, dass ich unter Stoff nicht Darwin'sche Keimchen, sondern das verstehe, was die Chemiker und Physiker darunter verstehen, und das ist gewiss ein grosser Unterschied. Nun könnte der Leser von Vöchting's Erwiderung aber vielleicht glauben, ich hätte mich in meinem Aufsatz über Form und Stoff nicht hinreichend klar ausgedrückt; das ist jedoch bestimmt nicht der Fall, denn gleich im Eingang sagte ich: „Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalls der nothwendige Ausdruck

---

funden werden; was lässt sich aber aus diesen Phantasiegebilden ableiten? — Zusatz 1892.

von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einflusse ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äusserliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen.“ Ich denke doch, dass die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalls nichts mit Darwin'schen Gemmules zu thun hat, zudem habe ich pag. 1163 meines Aufsatzes klar zu machen gesucht, wie ich mir die Verschiedenheit der organbildenden Stoffe denke, dass es sich nämlich dabei um Differenzen handelt, etwa wie zwischen links und rechts drehenden Bergkrystallen, wie zwischen Weinsäure und Antiweinsäure u. dgl. m. Oder werden nach Vöchting's Ansicht auch diese Differenzen durch Pangenesis und Gemmules hervorgerufen?

Ich denke, diese Ausführungen werden einem auf dem Standpunkte der Naturwissenschaft stehenden Leser zur Genüge zeigen, was es auf sich hat, wenn Vöchting zwischen meiner Ansicht von der Entstehung der Pflanzenformen und der Darwin'schen Pangenesis auch nur die entfernteste Aehnlichkeit vermuthet.

Wie ganz verschieden der wissenschaftliche Horizont ist, auf welchem Vöchting und ich uns bewegen, tritt vielleicht noch deutlicher aus dem von ihm, Botan. Ztg. pag. 610, ausgesprochenen Satze hervor: „An dem Orte, an welchem Sachs zum ersten Male seine Ansichten mitgetheilt hat, **verglich** er seine Substanzen mit specifischen Energien“ u. s. w., und fügt hinzu, er müsse gestehen, dass er diesen Vergleich nicht ganz zutreffend erachten könne[1]). Auch ich kann diesen Vergleich nicht für zutreffend erachten, weil es nämlich keinen Sinn hat, Substanzen und Energien zu vergleichen; mir ist es wenigstens nicht eingefallen, so etwas zu sagen. Dass Vöchting aber bei dem citirten Satze sich offenbar selbst nichts gedacht hat, zeigt sich, wenn er auf p. 611 wieder sagt: „Ganz anders die Sachs'schen Substanzen **mit** specifischen Energien.“ Vorhin also wurden Energien mit Substanzen nur verglichen, und hier haften die Energien[2]) an den Substanzen.

Ich gehe nun zum zweiten Punkte über: zu der Ungenauigkeit, womit Vöchting meinen Aufsatz gelesen hat. Er beginnt seine Polemik

[1]) Wo ich das gesagt haben soll, giebt Vöchting nicht an.

[2]) Das Wort „Energie“ wird gegenwärtig viel gebraucht; ich habe daher, um mir Gewissheit über den ursprünglichen, wahren Sinn desselben Aufklärung zu verschaffen in dem grossen Wörterbuch: Θησαυρος — ab Henrico Stephano — bearbeitet von B. Hase und Dindorf, Paris 1835. Vol. III, p. 1064 nachgeschlagen und gefunden:

Docet autem Aristoteles: ἐνέργειαν tribui rebus ita, ut animari videantur. — p. 1066 heisst es: ἐνέργημα = effectus, quod e vi quapiam et efficacia prodit ferner: ἐνεργήτεος = agendus, efficiendus. Zusatz 1892.

ohne Weiteres damit, dass ich die Erblichkeit der von ihm als „Spitze und Basis" bezeichneten „Kraft" bestreite, dafür aber die von ihm beschriebenen Regenerationserscheinungen als Wirkungen der Schwere betrachte. Dadurch wird aber meine Ausführung über die Sache verschoben und die Fragestellung unklar gemacht. Es ist gar nicht wahr, dass ich die Regenerationserscheinungen an abgeschnittenen Sprossen oder auch an ganzen, umgekehrten Pflanzen ausschliesslich auf die Wirkung der Schwere zurückgeführt habe, und auch Vöchting ist es nicht vollständig entgangen, dass ich noch ein ganz anderes Prinzip mit in Betracht gezogen habe, wie aus seiner Anführung Botanische Zeitung pag. 613 (unten), hervorgeht, nur hat er die ganze prinzipielle Bedeutung dieser von ihm citirten Sätze nicht richtig aufgefasst. — Um das, was Vöchting in seinem Buch völlig übersehen hatte, zu wissenschaftlicher Geltung zu bringen, sagte ich in meinem Aufsatz über Stoff und Form, pag. 1180: „Bevor ich an der Hand von Vöchting's Werk auf die Erörterung dieser Fragen eintrete, möchte ich vorläufig noch einigen Nachdruck auf die von Vöchting kaum berührte Frage legen, warum denn an abgeschnittenen Pflanzentheilen überhaupt Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu erfolgen pflegt. Es wäre nichts gewonnen mit der Antwort, dass eben das abgeschnittene Stück sich wieder zu einer ganzen Pflanze ergänze, und dass es deshalb eine „Lebenseinheit" (Vöchting) sei, denn das ist eben nur eine andere Bezeichnung der fraglichen Thatsache. Vielmehr scheint mir die nächste Ursache derartiger Regeneration darin zu liegen, dass in dem abgeschnittenen Stück beiderlei, bereits von Du Hamel angenommene Bildungssubstanzen enthalten sind, die nun an verschiedenen Orten des regenerationsfähigen Stückes Wurzeln und Knospen erzeugen. Hier drängt sich die Frage auf, warum denn diese Wurzeln und Knospen an denselben Punkten nicht auch dann entstehen, wenn das betreffende Stengel- oder Wurzelstück oder Blatt in situ an der Pflanze und in Verbindung mit den übrigen Organen derselben bleibt. **Wie kommt es, dass die blosse Abtrennung eines Stückes Neubildung von Organen an Orten hervorruft, wo sie ohne diese Abtrennung oder ohne andere störende Einflüsse niemals eintreten würde?**" Nachdem ich dabei auf Hanstein's bekannte Aeusserung hingewiesen hatte, fuhr ich fort: „Wir kommen weiter mit der Annahme, dass, wenn in einem abgeschnittenen Pflanzenstück (was ja nicht immer der Fall zu sein braucht) wurzelbildende und knospenbildende Substanzen vorhanden sind, dieselben dahin streben, unter günstigen Bedingungen die ihnen entsprechende Gestalt anzunehmen, ähnlich, wie gelöste Stoffe bei entsprechenden Bedingungen die ihnen eigenthümlichen Krystallformen gewinnen. Dass dies nun an abgeschnittenen Stücken geschieht, während dieselben Stücke in Verbindung mit der ganzen Pflanze weder Wurzeln noch Knospen erzeugen würden, diese Thatsache lässt sich durch eine, für meinen dargelegten Stand-

punkt sehr nahe liegenden Hypothese erklären. Ich nehme an, dass, so lange eine grünblätterige Pflanze mit aufrechtem Stamm in Ernährung und Wachsthum begriffen ist, die specifischen Bildungsstoffe der Wurzel von den assimilirenden Blättern aus dem am unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzelsystem zufliessen, während die sprossbildenden Stoffe eben so nach den Vegetationspunkten des Stammes und der Zweige hin aufwärts steigen." Ich muss hier für die Leser von Vöchting's Aufsatz hinzufügen, dass ich unter Stoffen nicht, wie er glaubt, Darwin'sche Keimchen, welche von den „Atomen abgegeben" werden, sondern Stoffe, d. h. chemische Verbindungen im Sinne der Chemie und Physik verstehe. „Wird nun ein Stück des Stammes oder der Wurzel abgeschnitten (und hier kommen wir zu dem wichtigsten Punkt, auf den ich den grössten Nachdruck lege), **so ist durch die Schnittfläche selbst ein Hinderniss für die weitere Bewegung gegeben;** die darin enthaltenen specifischen Bildungsstoffe werden sich in entsprechender Weise gerade in der Nähe der beiden Schnittflächen ansammeln, die wurzelbildenden am bisherigen Unterende, die sprossbildenden am bisherigen Oberende des Stückes, und da sie gehindert sind, weiter zu fliessen, was in der unverletzten Pflanze stattfinden würd , so treten sie in Form von Wurzeln und Sprossen an den entsprechenden Enden hervor. An einem abgeschnittenen, regenerationsfähigen Blatt werden beiderlei organbildende Substanzen[1]) nach dem basalen Ende hin in Bewegung sein, um dem Stamme zuzufliessen; durch die Schnittfläche aufgehalten, werden sie sich an dieser anhäufen und hier gleichzeitig Knospen und Wurzeln bilden." —

Bei dieser Betrachtung ist nun zunächst von der Einwirkung der Schwerkraft gar keine Rede, es handelt sich eben darum, dass die betreffenden Stoffe in den Blättern durch Assimilation entstehen und dass sie von dort aus den wachsenden Knospen und Wurzeln gleichzeitig zugeführt werden. Dies geschieht an und für sich ganz unabhängig von jeder äusseren Einwirkung (z. B. auch bei der Drehung am Klinostaten), weil es eben nicht anders sein kann. Gestützt auf die Regenerationserscheinungen jedoch an umgekehrten Stücken und ganzen Pflanzen fand ich mich veranlasst zu der Annahme, dass ausser dieser Ursache der Stoffbewegung noch eine zweite modifizirend eingreift, nämlich die Einwirkung der Schwere auf die ohnehin schon sich bewegenden Stoffe, und weil Vöchting selbst nachgewiesen hatte, dass an umgekehrten Stücken die Schwerkraft auf den Ort der neu entstehenden Wurzeln und Knospen einwirkt, so kam ich zu dem Schluss (vorige Abhandlung pag. 1185): „Wenn nun aber während der Regeneration an einem abgeschnittenen Stück der fragliche Einfluss der Schwere auf die räumliche Anordnung von Wurzeln und Knospen wirklich vorhanden ist, so

[1]) So auch die blüthenbildenden Stoffe bei den auf p. 1170 beschriebenen Begoniablättern. Zusatz 1892.

wäre es doch sehr sonderbar, wenn derselbe Einfluss nicht schon vorher, so lange das betreffende Pflanzenstück noch ein Theil der unverletzten Pflanze war, stattgefunden hätte; ich meine, mit der Konstatirung des Einflusses der Schwere bei der Regeneration ist auch eo ipso gesagt, dass die Schwere in ähnlicher Weise auch innerhalb der unverletzten Pflanze auf die organbildenden Stoffe einwirkt." Es handelt sich hier um einen Gedanken von ganz prinzipieller Bedeutung, der keineswegs durch einige missverstandene Versuche an sogenannten Trauerbäumen beseitigt werden kann: wirkt die Schwere, wie Vöchting an abgeschnittenen Stücken zeigt, auf die Orte ein, wo Knospen und Wurzeln entstehen, dann thut sie es ganz gewiss auch an der unverletzten Pflanze (wenn auch, aus oben genannten Gründen, mit verändertem Resultat).

Nachdem mich nun Vöchting so gründlich missverstanden und sogar das Wichtigste meiner Argumente gar nicht beachtet hat, ist eine Verständigung über eine lange Reihe von ihm aufgeworfener Fragen gar nicht möglich. Solche stellt er z. B. pag. 614 (Botan. Zeit. 1880) zusammen. Es ist nicht nöthig, dieselben hier zu reproduziren; denn wenn er in diesen Fragen gewissermassen einen Prüfstein für die Richtigkeit meiner Ansicht gefunden zu haben glaubt, so sind sie zugleich dasselbe für seine Ansicht; er mag es selbst versuchen, aus „Spitze und Basis" diese Fragen genügend zu beantworten. Vor allem bestehe ich aber darauf, was ich schon in meinem ersten Aufsatz erwähnte: wenn seine angeerbte „morphologische Kraft", die er mit Spitze und Basis bezeichnet, zu irgend etwas dienen soll, so muss er erklären, warum nicht an der Spitze abgeschnittener Blätter Knospen, an ihrer Basis Wurzeln entstehen; zu sagen, das Blatt habe ein begrenztes Wachsthum[1]), wie er es thut, ist eine leere Ausrede, wogegen die von mir gegebene Erklärung der Thatsachen, dass an der Basis des Blattstieles gleichzeitig Wurzeln und Knospen entstehen, meinen Anschauungen durchaus entspricht, während Vöchting von seinem Standpunkt aus diese Thatsache nicht zu erklären weiss.

Nach der gründlichen Verkennung, welche mein erster Aufsatz über Stoff und Form durch Vöchting erfahren hat, wird es nöthig sein, um das Folgende verständlich zu machen, meine Ansicht noch einmal kurz zusammenzufassen. Um zu erklären, warum Sprossknospen und Wurzeln an bestimmten Orten sowohl bei abgeschnittenen Pflanzentheilen, als auch unter Umständen bei ganzen, unverletzten Pflanzen, auftreten, sind zwei von einander ganz unabhängige Ursachen zu beachten:

Die erste dieser Ursachen liegt darin, dass die zur Organbildung nöthigen Stoffe bei assimilirenden Pflanzen aus den Assimilationsorganen, d. h. den grünen Blättern, in die Sprossachsen übergehen und dort zum

[1]) Das haben ja manche Sprossachsen und sogar Wurzeln auch. Zusatz 1892.

Theil in die Knospen der Sprosse, zum Theil in die Wurzeln sich fortbewegen, um das Wachsthum der beiderlei Organe zu bewirken — ein Vorgang, der an und für sich mit der Wirkung der Schwere und des Lichtes gar nichts zu thun hat. Als Zusatz ist hinzuzufügen, dass aus uns unbekannten Gründen unter Umständen mit den sprossbildenden Stoffen zugleich auch wurzelbildende Substanz nach den Vegetationspunkten der Sprosse hin wandern kann, so dass unmittelbar unter den letzteren auch Wurzeln entstehen können, was, abgesehen von vielen anderen komplizirten Fällen, bei Baumfarnen, epiphytischen Kakteen, Aroideen u. s. w. stattfindet. Ebenso können sprossbildende Substanzen abwärts in die Wurzeln oder in unterirdische Reservestoffbehälter überhaupt einwandern, gerade so, wie beiderlei Substanzen auch in die Samenkörner und in die Embryonen derselben eingeführt werden. Warum das so ist, ist unbekannt.

Ich komme nun auf die zweite Ursache. Da die Bewegung der in den Blättern assimilirten oder in den Reservestoffbehältern aufgehäuften plastischen Stoffe immerfort dem kontinuirlichen Einfluss der Schwere und des Lichtes unterliegt, so muss von dem Beginn des Wachsthums an die Organisation der stoffleitenden Organe in der Weise sich gestalten, dass sie vorwiegend die wurzelbildenden Stoffe zu den Wurzeln hin, die sprossbildenden zu den Knospen hin zu leiten im Stande sind, und wenn man abgeschnittene Stücke oder ganze Pflanzen in umgekehrte Lage versetzt, wird nothwendig diese vorher bewirkte Prädisposition als Nachwirkung auftreten müssen, während zugleich die unmittelbare Einwirkung der Schwere (und des Lichtes) mit einwirkt.

Es wird also bei Versuchen dieser Art zweierlei zu berücksichtigen sein: 1. die von Licht und Schwere unabhängige Tendenz der organbildenden Stoffe, aus ihren Reservestoffbehältern oder Assimilationsorganen in die Knospen oder Wurzeln einzuströmen; 2. kommt in Betracht, ob bei einer gegebenen Pflanze eine mehr oder minder grosse Reaktionsfähigkeit der fraglichen Stoffe oder Organisationsverhältnisse gegen Schwere und Licht besteht. Ist die in der normalen Vegetation vorhandene Prädisposition eine sehr kräftige, so wird bei Umkehrung abgeschnittener Stücke oder ganzer Pflanzen die Nachwirkung derselben überwiegen und die direkte Einwirkung der äusseren Kräfte kaum wahrnehmbar sein. Dagegen lässt sich denken und soll im Folgenden thatsächlich gezeigt werden, dass die durch äussere Einflüsse bewirkte Disposition zuweilen nur eine schwache Nachwirkung bedingt, und dass bei Umkehrung abgeschnittener Pflanzentheile oder ganzer Pflanzen die unmittelbare Einwirkung äusserer Kräfte deutlich hervortritt. Man wird also verschiedenartige Pflanzen bei der Untersuchung vorfinden: einerseits solche, wo der unmittelbare äussere Einfluss von Schwere und Licht kaum zu konstatiren ist, und solche, wo er ohne Weiteres bei dem Experiment hervortritt. Warum das in jedem einzelnen Fall so ist, wage ich nicht zu erklären, und

fürchte ich, dass auch Vöchting nicht im Stande sein wird, durch „Spitze und Basis“ eine volle und genügende Erklärung zu geben. Die betreffenden Beobachtungen an Opuntia lasse ich unten folgen.

Nach diesen Erklärungen bedarf es kaum der Erwähnung, dass die von Vöchting ins Feld geführten Versuche mit den hängenden Zweigen von Trauerbäumen in unserer Frage einfach nichts beweisen. Indem ich den pag. 595 (Botan. Ztg. 1880) von Vöchting genannten Versuch mit Fraxinus excelsior var. pendula übergehe, weil ich aus seinen Worten den wahren Sachverhalt nicht entnehmen kann, citire ich nur seine Versuche mit den hängenden Zweigen von Salix purpurea, welche er in gewohnter Weise theils aufrecht, theils verkehrt in sogenannten „Glashafen“ aufgehängt hatte. Er sagt nun: „War die Schwerkraft die direkte Ursache des inneren Gegensatzes im Spross (was ja doch Niemand behauptet hat, Sachs), so musste sich dies bei den nun erfolgenden Reproduktionsvorgängen zeigen. Allein es fand sich, dass diese Stücke in allen wesentlichen Zügen sich so verhalten, wie ursprünglich vertikal aufrecht gewachsene; die morphologische Spitze und Basis waren in gleicher Weise bei jenen gekennzeichnet.“ Gleich die ersten Worte des Citates: „War die Schwerkraft die direkte Ursache des inneren Gegensatzes im Spross“ beruhen auf Vöchting's Missverständniss. Ich meine aber, es bedarf gar keiner Experimente im „Glashafen“, um das von ihm gefundene Resultat vorauszusehen, denn wenn seine irrthümliche Auffassung meiner Ansicht richtig wäre, dann würden an den herabhängenden Weidenzweigen, an den abwärts gerichteten Knospen ohnehin Wurzeln entstehen. Vielmehr haben wir hier eben einen Fall vor uns, wo die Einwirkung der Schwere auf den Transport wurzelbildender und sprossbildender Stoffe durch andere oben genannte Umstände verdeckt ist.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich betonen, dass in die Reservestoffbehälter, aus denen neue Pflanzenindividuen entstehen, jederzeit sowohl wurzelbildende wie sprossbildende Stoffe einwandern. Dies geschieht im Allgemeinen aufwärts, wenn die Reservestoffe sich in den Samenkörnern ansammeln, deren Embryonen sodann das Material zur Bildung von Wurzeln und Sprossen enthalten. Dagegen wandern beiderlei Stoffe auch abwärts in die unterirdischen Reservestoffbehälter, z. B. in die Kartoffelknollen, und ebenso in alle Rhizome und ausdauernde Wurzeln, welche als Reservestoffbehälter dienen. Es liegt ja auf der Hand, dass in allen solchen Fällen, wo aus einem Pflanzentheil, speziell aus einem Reservestoffbehälter, später eine neue ganze Pflanze hervorgehen soll, sowohl wurzelbildende wie sprossbildende Substanz sich anhäufen muss. Ich habe deshalb, als ich meine Ansicht zu erläutern suchte, ausdrücklich den einen Fall hervorgehoben, wo eine in Assimilation begriffene **orthotrope** Pflanze weiter nichts zu thun hat, als ihre Knospen aufwärts, ihre Wurzeln unten zu entwickeln. Und dass wurzelbildende Stoffe gelegentlich aufwärts, sprossbildende abwärts wandern, hat eben so wenig

Ueberraschendes, wie die längst bekannte Thatsache, dass manche Wurzeln negativ geotropisch und manche Sprosse positiv geotropisch sind.

§ 8.

Im Anschluss an die in meiner ersten Abhandlung über Stoff und Form beigebrachten neuen Beobachtungen will ich nun hier die Resultate einiger weiteren Experimente mittheilen, die darüber Aufschluss geben, dass bei manchen Pflanzen die unmittelbare Einwirkung einer äusseren Kraft hinreicht, die Entstehung einerseits von Wurzeln, andererseits von Knospen an bestimmten Orten hervorzurufen. Nach den vorausgehenden Erklärungen brauche ich mich nun auch nicht weiter an die Vöchting'schen Vorstellungen zu kehren, sondern verweise den Leser auf die von mir selbst aufgestellten Prinzipien, die ja keineswegs so ohne Weiteres Alles erklären, sondern nur den richtigen Weg weiterer Forschung bezeichnen sollen.

Versuche mit Opuntia.

Der oberirdische Vegetationskörper von Opuntia Ficus indica, crassa, Rafineskeana u. a. verwandten Arten besteht bekanntlich aus flachen, länglich scheibenrunden Gliedern, welche scharf von einander abgegrenzt sind. Unter normalen Vegetationsverhältnissen entspringen neue solche Glieder vorwiegend aus dem Gipfel des jedesmal obersten Gliedes, ausserdem aber auch aus den Rändern oder Kanten der Glieder, wobei die Tendenz nach oben vorherrscht; es ist leicht zu sehen, dass in der Pflanze ein Drang vorhanden ist, der das Austreten neuer Sprossungen nach den Gipfeltheilen der älteren hinlenkt und zugleich die schmalen Kanten der flachen Glieder bei der Neubildung bevorzugt; nur äussert selten, vielleicht unter 80 oder 100 neu entstehenden Gliedern, kommt ein solches auf der flachen, breiten Seite eines älteren Gliedes zum Vorschein.

Die Tendenz, neue Sprossungen vorwiegend an den Gipfeltheilen der älteren austreten zu lassen, bietet nichts besonders Auffallendes dar, da es bei orthotropen Pflanzen der gewöhnliche Fall ist. Ich werde aber zeigen, dass es hier eine direkte Wirkung der Schwerkraft ist. Dass die neuen Sprosse ganz vorherrschend aus den schmalen Kanten der älteren Glieder entspringen, ist aber wenigstens indirekt eine nachträgliche Folge früherer Lichteinwirkung; denn so weit die Sache bis jetzt bekannt ist, entstehen die flachen, scheibenförmigen Opuntienglieder nur unter der Einwirkung des Lichts, ohne diese würden sie schmal, prismatisch oder cylindrisch bleiben.

Zu diesen Wahrnehmungen kam schon vor mehreren Jahren eine andere, die mir keinen Zweifel darüber liess, dass die Entstehung neuer Vegetationspunkte bei den Opuntien, speziell bei O. Ficus indica, durch äussere Kräfte, Schwere oder Licht örtlich bestimmt, lokalisirt wird. Es war im Würzburger

Garten zufällig vorgekommen, und Aehnliches habe ich in anderen Gärten gesehen, dass ein sehr grosses Opuntienglied, Fig. 123 *I* (siehe untenstehend), welches vom Gärtner mit seiner Basis in einen Topf gesetzt worden war und sich dort bewurzelt hatte, im ersten Jahre an seinen Kanten Seitensprosse *II* wie gewöhnlich erzeugte. Die Pflanze wurde offenbar vernachlässigt, welkte stark und das erschlaffte Glied *I* bog sich, wie die Figur zeigt, mit seinem Gipfeltheile so, dass die flachen Seiten horizontal zu liegen kamen, während die welken Seitenglieder ebenfalls schlaff herabhingen. Diese abnormen Lagen behielten die genannten Theile auch in den späteren beiden Jahren, wo die Pflanze von mir gepflegt und beobachtet wurde.

Fig. 123.

Im nächsten Jahre nun kamen vier neue Glieder aus dem primären *I* zum Vorschein, sie sind in unserer Figur sämmtlich mit *III* bezeichnet. Dabei trat nun eine sehr merkwürdige Erscheinung hervor: diese neuen Glieder *III* entsprangen keineswegs wie gewöhnlich aus den Kanten des Muttersprosses, sondern aus der zufällig nach oben gekehrten flachen Seite, wie die Figur zeigt: einer, der links stehende, in der Figur hart am linken Rande der oberen Fläche, die drei anderen näher am rechten Rande, aber von diesem um einige Centimeter entfernt, zugleich war der negative Geotropismus dieser Glieder gegenüber dem horizontal gebogenen Mutterglied ungemein auffallend.

Im folgenden Jahre, d. h. im Sommer 1881, wuchs die Pflanze weiter und erzeugte aus dem Gliede *I* noch ein sekundäres Glied, welches in der Figur mit *IV* bezeichnet ist; dieses aber stand nun genau auf der Mittellinie des Muttersprosses zwischen den vorjährig entstandenen, mehr den Seitenrändern genäherten Sprossen.

Ausserdem entstand gleichzeitig aus dem in der Figur links stehenden Gliede *III* am Gipfel desselben ein neuer Spross.

Dieses Verhalten zeigt offenbar, dass der Ort, wo neue Sprossvegetationspunkte bei diesen Opuntien entstehen sollen, durch zufällige äussere Umstände bestimmt wird, es ist dabei einstweilen ganz gleichgültig, ob es in diesem Fall die Schwere oder das Licht ist, welches die Entstehungsorte der Glieder *III* und *IV* bestimmt hat. Von besonderem Interesse ist aber noch die fortschreitende Einwirkung, die sich darin zu erkennen giebt, dass die im Jahre 1880 entstandenen Glieder *III* den Rändern des Muttersprosses noch immer genähert sind, während, nachdem der obere Theil des Muttersprosses volle 2 Jahre übergebogen lag, ein Spross *IV* genau in der Mittellinie auf der Oberseite erschien.

Vervollständigt werden diese Wahrnehmungen durch folgende weitere Beobachtung: wenn, wie es häufig geschieht, die Seitensprosse einer aufrechten Opuntie so gestellt sind, dass die eine schmale Kante oben, die andere unten liegt, während die beiden flachen Seiten vertikal stehen, dann entspringen ganz gewöhnlich die neuen Glieder solcher Sprosse aus der nach oben gekehrten Kante derselben.

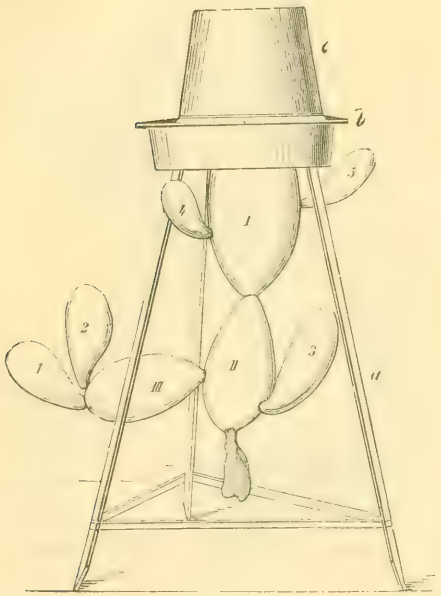


Fig. 124.

In all' diesen Wahrnehmungen erkennt man die Tendenz, ohne Rücksicht auf die sogenannten morphologischen Verhältnisse die Entstehung der Vegetationspunkte so zu lokalisiren, dass sie nach oben, zenithwärts zum Vorschein kommen.

Ich schloss aus diesen Thatsachen, dass bei den Opuntien die durch vorausgehende Einwirkung von Schwere und Licht bewirkte innere Prädisposition nur schwach ausgebildet ist, weil die direkte Einwirkung äusserer Kräfte so energisch sich geltend macht. Daher unternahm ich im Frühjahr 1881 einige Vegetationsversuche mit Opuntien, die allerdings schon jetzt einige bemerkenswerthe Resultate geliefert haben, die ich aber eben deshalb noch weiter fortsetzen werde, da man es hier mit einem ungemein günstigen Material zu thun hat.

Zunächst wurde eine Opuntia crassa mit drei über einander stehenden

Gliedern, welche schon seit 2 Jahren im Topf eingepflanzt war, dazu benutzt: Fig. 124 zeigt in *I* und *II* die beiden älteren Glieder dieser Pflanze. Das jüngere, in der Figur als blosses Anhängsel erscheinende fing Mitte Juni 1881 soeben an, einen kleinen Spross auszutreiben. Dieser letztere wurde ausgebrochen und nun die ganze Pflanze umgekehrt, wie es unsere Figur zeigt, auf ein eisernes Gestell postirt, so dass der Topf *c* aufwärts gekehrt war. Eine aus zwei Hälften bestehende Metallscheibe *b* hinderte das Hinabfallen der Erde aus dem Topf. Der ganze Apparat stand an einem sonnigen Ort im Garten.

Schon nach etwa 14 Tagen, also Anfang Juli, erschienen vier neue Sprossglieder, und zwar in einer Vertheilung an den alten, wie sie bei normaler Stellung der Pflanze sicherlich nicht erschienen sein würden, nämlich, wie die Figur zeigt, zwei neue Glieder aus dem Gipfel, aber an der aufwärts gekehrten Kante des alten Gliedes *III*, eines, nämlich Nr. 3, in einiger Entfernung aufwärts vom Gipfel des alten Gliedes *II*, und was ungemein überrascht, zwei neue Glieder 4 und 5 aus den Kanten des ältesten Gliedes *I*, aus welchem bei normaler Stellung der Pflanze sicherlich kein Austrieb stattgefunden hätte.

Unsere Fig. 124 stellt übrigens die Pflanze in einem späteren Zustand gegen Ende Juli dar, wo die neuen Glieder bereits kräftig herangewachsen waren und durch geotropische Krümmungen sich aufwärts gerichtet hatten.

Jedenfalls zeigt das Verhalten dieser umgekehrten Opuntie, verglichen mit dem gewöhnlichen Wachsthum aufrecht stehender, dass eine äussere Einwirkung, das Licht oder die Schwere oder beide zusammen, zur Lokalisirung der neuen Vegetationspunkte mit eingewirkt hatte. Als Nachwirkung des früheren normalen Zustandes können wir es betrachten, dass die Sprosse 1, 2 und 3 an den bezeichneten Orten gipfelwärts entstanden sind, dagegen ist es sicherlich eine Folge der Umkehrung, dass die Sprosse 4 und 5 so nahe an der Basis der ganzen Pflanze aus dem Gliede *I* entsprungen sind: die sprossbildende Substanz, welche bis zum Anfang des Versuches in die Glieder *II* und *III* gipfelwärts und zugleich zenithwärts sich bewegt hatte, ist nach der Umkehrung der ganzen Pflanze zum Theil wenigstens rückgängig gemacht worden, sie ist wieder zenithwärts, aber diesmal in basipetaler Richtung betreffs der alten Pflanzentheile in Bewegung gesetzt worden, um die Sprosse 4 und 5 zu erzeugen.

Da die bisher angeführten Beobachtungen gar keinen Zweifel darüber lassen, dass äussere Ursachen ganz unabhängig von den „morphological forces“ die Bewegung der sprossbildenden Substanz bestimmen, so wünschte ich nun auch zu erfahren, wie es mit der wurzelbildenden Substanz in dieser Beziehung bei den Opuntien steht. Zu diesem Zweck schnitt ich am 16. Juli 1881 acht ungefähr handgrosse oder grössere Glieder von O. Ficus indica von älteren Pflanzen ab. Ich wählte dabei nur solche Glieder, welche an ihren

Mutterpflanzen zufällig oder in Folge früheren Welkens entweder ganz senkrecht abwärts hingen, oder doch sehr schief nach unten gerichtet waren, die also in gewissem Sinne mit den abwärts hängenden Zweigen der Trauerbäume verglichen werden können, bei denen also Schwere und Licht bereits seit einem Jahre in einer Richtung eingewirkt hatten, welche der normalen aufrechter Sprossglieder entgegengesetzt war. Ob diese Vorsichtsmassregel für meinen Versuch entscheidend oder wesentlich ist, vermag ich bis jetzt nicht zu bestimmen, jedenfalls ist das Resultat ein meinen bekannten Ansichten durchaus entsprechendes, sogar über Erwarten deutliches.

Die acht abgeschnittenen Glieder wurden in zwei Gruppen eingetheilt und, nachdem sie zwei Tage gelegen hatten, um die Wunden abtrocknen zu lassen, folgendermassen in Töpfe mit Erde eingepflanzt.

1. Gruppe: vier Stück; die abgeschnittene Basis wird in die Erde gesetzt, wie gewöhnlich bei der Vermehrung der Opuntie, aber jede Pflanze sammt dem Topf umgekehrt, so wie in Fig. 124 auf ein Gestell gesetzt, an einem sonnigen Ort im Garten. Am 16. September, also nach acht Wochen, wurden diese Pflanzen ausgetopft und konstatirt, dass sich aus der während der Versuchszeit aufwärts gekehrten Basis jedes Opuntiengliedes ein mächtiges hundertfältig verzweigtes Wurzelsystem in der Erde entwickelt hatte. Das würde also anscheinend ganz den Ansichten Vöchting's entsprechen; obgleich die „morphologische Basis" aufwärts gekehrt war, hatte doch sie allein Wurzeln erzeugt, und zwar gleichmässig bei allen vier Exemplaren. Indessen ist dieser Erfolg nicht der einzige, wie die vier anderen Stücke zeigen.

Die vier Glieder der 2. Gruppe wurden in umgekehrter Lage in die Erde je eines Topfes gepflanzt, nachdem an dem Gipfel eines jeden Gliedes ein 2—3 cm langes Stück quer abgeschnitten war, um eine Wundfläche zur Förderung der Wurzelbildung herzustellen. Der Gipfeltheil jedes Gliedes befand sich also in der Erde, das Basalstück ragte frei in die Luft hinaus; diese vier Exemplare blieben nun so ohne Umkehrung stehen. Der Gipfeltheil war also abwärts gerichtet, aber durch die Erde verdunkelt und feucht gehalten; die Basis ragte aufwärts. — Als nun ebenfalls am 16. September, wie vorhin, die Pflanzen ausgetopft und untersucht wurden, fand sich, dass drei Exemplare keine Spur von Wurzeln, weder an der aufwärts gerichteten Basis, noch an dem in Erde steckenden Gipfeltheil gebildet hatten; nur das älteste, mit einer dünnen Korklamelle überzogene Glied verhielt sich anders; es hatte am Querschnitt des in Erde befindlichen Gipfels drei Wurzeln gebildet, zwei kleine, von einigen Centimetern Länge, und eine grosse, vielfach verzweigte Wurzel.

Dieses Resultat wäre noch immer günstig für Vöchting's Auffassung. Allein ich sagte mir, wenn die von mir angenommene Prädisposition aus früherer Zeit her besteht, so muss es Schwierigkeiten für die Pflanze haben, diese Prädisposition nach der Umkehrung durch direkte Einwirkung äusserer

Kräfte zu überwinden, und dies muss sich vor allem darin geltend machen, dass eine längere Zeit dazu gehört, die wurzelbildende Substanz innerhalb der umgekehrten Opuntienglieder aus der früheren basipetalen in die nunmehr akropetale Richtung zu bringen, und diese Ansicht hat sich bestätigt. Die untersuchten Exemplare wurden am 16. September sogleich wieder in derselben Lage in die Töpfe eingepflanzt und, als es Ende Oktober kalt wurde, an einen warmen Ort im Zimmer gestellt. Eine neue Untersuchung Ende November ergab dann, dass auch ein zweites Exemplar eine und zwar vielfältig verzweigte Wurzel gebildet hatte, die aus dem Umfang der Schnittfläche des in der Erde steckenden Gipfels kam, und eine dritte Besichtigung, Mitte Januar 1882, ergab Wurzelbildung auch an einem dritten Exemplar.

Jedenfalls beweist der Versuch, dass bei der Opuntie die wurzelbildende Substanz auch in akropetaler Richtung sich ansammeln und zum Vorschein kommen kann, wenn der Gipfel Monate lang abwärts gekehrt, feucht und dunkel ist, was ja für die Wurzelbildung immer mit entscheidet, wie ich schon vor 30 Jahren gezeigt habe. Zugleich zeigt sich, dass die wurzelbildende Substanz in akropetaler Richtung, selbst wenn Schwere, Feuchtigkeit und Finsterniss zusammenwirken, nur nach langer Zeit dahin gelangt, an dem abwärts gekehrten Gipfeltheil in Form von Wurzeln hervorzutreten, was meiner Ansicht nach darauf hinweist, dass für die wurzelbildende Substanz eine starke Prädisposition aus der früheren normalen Stellung der Pflanze her besteht. Letzteres wird auch dadurch bewiesen, dass bei der ersten Gruppe meiner Versuchspflanzen an der aufwärts gerichteten Basis der Glieder sehr bald und sehr kräftige Wurzeln entstanden, wobei jedoch nicht zu vergessen ist, dass auch hier Dunkelheit und Feuchtigkeit die bestehende Prädisposition noch begünstigten und dass diese drei Faktoren dem einzigen Faktor: der direkten Einwirkung der Schwere, entgegenstanden.

Jedenfalls zeigt der Verlauf des ganzen Versuches, dass „morphological forces“, wie es Francis Darwin nennt, eben so wie die Wirkung von Spitze und Basis Vöchting's nicht nur überflüssige, sondern unrichtige Annahmen sind.

Versuche mit Thladiantha dubia.

Diese interessante Cucurbitacee erzeugt an ihren sehr langen, aber sehr dünnen Wurzelfäden unterirdische Knollen von der Grösse der Haselnüsse bis zu der mittelgrosser Kartoffeln. Diese Knollen sind Anschwellungen der dünnen Wurzelfäden, deren Längenwachsthum jedoch durch die Knollenbildung nicht unterbrochen wird; man findet daher im mittleren Verlauf eines 1—2 m langen Wurzelfadens 1, 2—3 knollige Anschwellungen, welche ein vierkantiges Prisma mit abgerundeten Kanten darstellen; der Querschnitt einer Knolle ist ungefähr quadratisch. — Im Herbst geht die ganze Pflanze sammt ihren Wuzelfäden zu Grunde und nur die Wurzel-

knollen persistiren über den Winter. Durch die Fähigkeit derselben, neue Pflanzen zu produziren, wird Thladiantha dubia auf günstigem Boden geradezu ein lästiges, kaum auszurottendes Unkraut, da die regenerationsfähigen Knollen, oft 1—2 m von der Mutterpflanze entfernt, im nächsten Frühjahr neue Pflanzen erzeugen. Auf diese Weise war ein beträchtliches Areal unseres Gartens von der Pflanze occupirt, und als ich im Frühjahr 1880 eine grosse Zahl der Wurzelknollen ausgraben liess, fanden sich an den letzteren schon am 18. April zahlreiche Sprosse und junge, neu ausgetriebene Wurzeln. Diese Wurzeln entspringen aus allen vier flachen Seiten der Knolle; die Sprosse dagegen, welche zur genannten Zeit schon 1—2 cm lang waren, zeigen eine ganz bestimmte Orientirung, die offenbar auf eine geotropische Einwirkung schliessen lässt: liegt die Knolle horizontal (gewöhnlich ist sie nicht kugelig, sondern in die Länge gezogen), so entspringen sämmtliche Sprossknospen auf der nach oben, d. h. zenithwärts liegenden Seite; ist dagegen das eine Ende der Knolle aufwärts gerichtet, so entspringen sämmtliche Sprossknospen aus dem nach oben gerichteten Ende, rings um den Punkt herum, wo das akropetale Wurzelende aus der Knolle weiter gewachsen war.

Die Beobachtung zahlreicher Knollen liess daher keinen Zweifel, dass hier ein günstiges Material für meine Untersuchung vorliege. Dabei tritt jedoch noch ein besonderes Moment hervor; die Entstehungsorte der Sprossknospen sind zwar immer zenithwärts orientirt, was offenbar durch die Schwerkraft bewirkt sein muss, ausserdem aber macht sich sehr deutlich das Streben geltend, die Sprossknospen am akropetalen Ende zu erzeugen. Da nämlich die Knolle eine blosse Anschwellung des Wurzelfadens ist, so hat man an ihr ein akropetales und ein basipetales Ende zu unterscheiden. In dieser Beziehung stimmt also die Wurzelknolle von Thladiantha mit der Kartoffelknolle überein: wenn auch bei dieser letzteren die Sprossknospen allerseits entstehen, so sind doch bekanntlich die dem akropetalen Ende der Knolle genäherten die kräftigsten und zum Austreiben fähigsten, wenn auch der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite nur wenig hervortritt. Allein diese in der Förderung der akropetal gelegenen Sprosse hervortretende Aehnlichkeit zwischen den Knollen der Thladiantha und der Kartoffel widerspricht durchaus der von Vöchting aufgestellten formalen Regel, indem er pag. 86 seines genannten Werkes sagt: „Stengel und Wurzel erzeugen an ihren Spitzen (soll heissen an ihrem akropetalen Ende) das ihnen morphologisch Gleiche, an ihrer Basis das ihnen morphologisch Entgegengesetzte.“ Das gilt nun freilich für die Kartoffelknolle, die bekanntlich ein angeschwollenes unterirdisches Sprossende darstellt, es gilt aber nicht für die Knolle von Thladiantha, welche die Anschwellung eines Wurzelfadens ist und doch an ihrem akropetalen Ende vorwiegend Knospen erzeugt, die also nach der Wurzelspitze hin in grösserer Zahl oder allein auftreten.

Ich habe nun im Laufe der Jahre 1880 und 1881 eine grössere Zahl von Vegetationsversuchen mit den Knollen von Thladiantha dubia angestellt, von denen ich hier nur einen Theil beschreiben will, da sie im Wesentlichen alle dasselbe Resultat geliefert haben. Zunächst wurden am 18. April 1880 sieben Knollen, nachdem die schon vorhandenen Triebe abgebrochen waren, so in Erde gelegt, dass diejenige Seite oder dasjenige Ende, an welchem die Knospen gesessen hatten (also die vorher aufwärts gekehrte Seite), nunmehr abwärts zu liegen kamen. Am 10. Juni waren aus 5 Töpfen kräftige Laubsprosse emporgeschossen und die ausgetopften Pflanzen ergaben Folgendes:

Eine horizontal gelegte Knolle hatte 6 Sprosse; 2 davon ganz am Vorderende, je einen nächst dem Vorderende rechts und links und 2 etwas entfernter auf der nach unten gekehrten (früher oberen Seite); zahlreiche Wurzeln aus den Flanken von hinten bis vorn, keine aus der jetzigen Oberseite d. h. der früheren Unterseite.

Vier andere Knollen, mit dem Vorderende abwärts in die Erde gelegt, haben nur an diesem 2—3 Triebe; diese dicht am Vorderende, welches jetzt unten liegt (früher also oben lag); sie kommen aber nicht bloss aus einer Seite, sondern rings um das Vorderende. Wurzeln aus allen 4 Flächen der Knolle, aus Hinterende, Mitte und Vorderende.

Das Resultat dieses Versuches lässt sich dahin zusammenfassen: die organbildenden Stoffe waren schon vor dem Beginn des Versuches im vorigen Herbst und Winter lokalisirt; die unmittelbare direkte Einwirkung der Schwere an den, während des Versuches umgekehrten Knollen daher verdeckt.

Der folgende Versuch bestätigt dies und zeigt zugleich, dass, wenn die Lokalisirung der neuen Sprossknospen an der Knolle von vornherein dem Einfluss der Schwere unterliegt, auch keine sogenannte morphologische Einwirkung stattfindet. Am 18. Juni 1880 wurden drei grosse Töpfe mit Pflanzen, die schon 30—50 cm lange Laubsprosse in der Luft entwickelt hatten, umgekehrt auf die bekannten Gestelle im Garten gesetzt und der Boden der Blumentöpfe sorgfältig zertrümmert und völlig weggenommen, wie bei Fig. 121, p. 1190. Am genannten Tage waren jedoch schon einige Knollen angelegt.

Am 25. Juli wurde zunächst ein Topf untersucht; es waren ausser der Mutterknolle 5 andere vorhanden, von denen 2 noch gar keine Sprosse getrieben hatten. Die 3 anderen besassen bereits Sprosse von einigen Millimetern bis 2 cm Länge. Eine schon vor dem Versuch gebildete Knolle hatte ihre damalige Unterseite dem Boden des Blumentopfes fest angepresst, nach Wegnahme des Topfbodens während des Versuches aber frei. Auf dieser ursprünglichen Unterseite der Knolle war keine Spur von Sprossknospen, aber auch keine auf der ursprünglichen Oberseite; nur auf der einen Flanke waren 6 paarweise gestellte Knospen entstanden; alle Seiten der Knolle hatten Wurzeln getrieben. — Eine andere, kleinere Knolle war

ebenfalls schon vor dem Versuch entstanden und dem Topfboden angepresst. Sie hatte auf der ursprünglichen Oberseite, während des Versuches also abgekehrten Seite, einen kräftigen Spross, auf einer der Flanken eine Knospe, auf der ursprünglichen Unterseite, die aber während des Versuches aufwärts lag, drei kleine Knospen. — Eine weitere Knolle, offenbar jünger als die vorigen und während des Versuches entstanden, hatte eine Knospe auf einer Flanke, drei solche auf der ursprünglichen Unterseite, d. h. auf der Oberseite während des Versuches. Als Ergebniss dieser Beobachtung am 25. Juli stellt sich heraus, dass die beobachteten Knollen schon vor dem Beginn des Versuches bezüglich der Sprossbildung beeinflusst worden waren; trotzdem ist ersichtlich, dass von 12 neuen Knospen an 3 Knollen nur eine Knospe auf der ursprünglichen Oberseite der ältesten Knolle gebildet ist; 6 Knospen sind auf der ursprünglichen Unterseite, also während des Versuches auf der Oberseite entstanden, 5 Knospen an den Flanken, und zwar an diesen zenithwärts gerückt.

Am 28. September wurden die beiden anderen Exemplare ausgetopft.

Im ersten Topf fanden sich 1. eine sehr grosse, 12 cm lange, 5 cm dicke Knolle, die offenbar schon vor dem Beginn des Versuches vorhanden war; sie hat einen Spross am akropetalen Ende aus der Unterseite (früheren Oberseite), der 8 cm lang ist, und 2 kleine, je 1 cm lange Sprosse näher am akropetalen Ende aus der Oberseite. — 2. 10 neue Knollen von meist Haselnussgrösse, eine jedoch 7 cm lang. Mehrfach kommen an meterlangen, an den Wänden des Topfes herumgewundenen, dünnen Wurzelfäden 2—3 Knollen hinter einander vor; in zwei Fällen entspringt ein 15 cm langer, kräftiger Spross auf der, während des Versuches zenithwärts gekehrten Seite der sehr dünnen Wurzel selbst, sogar in einer Entfernung von 20 cm von der Knolle. Vielfach kommen kleine Knospen einzeln aus der Zenithseite fadenförmiger Wurzeln. — Die Sprosse aus den Knollen sind sämmtlich dem akropetalen Ende derselben genähert; eine Knolle hat 3 kräftige Sprosse aus der einen Flanke dicht neben dem apikalen Ende, — eine Knolle besitzt 4 kleine und eine 6 cm lange Knospe, alle in einer Reihe geordnet, auf der zenithwärts gekehrten Seite am akropetalen Ende; — eine Knolle hat 5 Sprosse (1—4 cm lang), davon 3 aus der Oberseite, je einen aus der Flanke rechts und links; — eine Knolle, die mit dem akropetalen Ende aufwärts lag, hat 5 Sprosse, allseitig rings um das akropetale Ende geordnet; — die grösste, 7 cm lange Knolle hat 2 grosse, 5—6 cm lange Sprosse und 2 kleinere; davon ein grosser aus der Unterseite, offenbar vor dem Versuch Oberseite, die zwei jedoch aus der Zenithseite während des Versuches entstanden, ein grosser Spross aus der linken Flanke.

In dem 2. Topf fanden sich am 28. September 11 Knollen von Haselnuss- bis Wallnussgrösse; an 2 Wurzelfäden je 2 Knollen hintereinander. — Eine Knolle besitzt am akropetalen Ende 4 Sprosse auf der Oberseite

und an dem fadenförmigen Wurzeltheil sitzt auf dessen Zenithseite eine lange Reihe von 10 kleinen Knospen. — Eine Knolle trägt am akropetalen Ende 6 Knospen bis zu 1 cm Länge auf der Zenithseite; — ebenso eine Knolle am selben Faden 4 Knospen; — eine Knolle mit 2 Gruppen von Knospen neben dem akropetalen Ende auf der Zenithseite, jede Gruppe hat 5—6 kleine Knospen; — eine Knolle mit einer Knospe auf der Zenithseite, fast in der Mitte, vom akropetalen Ende entfernt; — eine Knolle, haselnussgross, hat 5—6 Knospen auf der Zenithseite, dem akropetalen Ende genähert, eine dieser Knospen ist über die Erde hinausgewachsen und hat 5 Laubblätter entwickelt; — 2 dicht hinter einander liegende grosse Knollen, von denen die eine 4 Knospen (bis zu 5 cm Länge) auf der Zenithseite, in der Mitte ihrer Länge, besitzt, die andere, vordere Knolle hat je 3—4 Knospen (1—4 cm lang) auf der rechten und linken Flanke, neben dem akropetalen Ende, und ausserdem 7 Sprosse auf ihrer Zenithseite, dicht am akropetalen Ende; 2 von diesen Sprossen sind über die Erde hinausgewachsen und haben Laubblätter erzeugt; — eine Knolle mit 10 kleinen Knospen und einer ausgewachsenen mit Laubblättern; diese alle oberhalb des akropetalen Endes aus der Zenithseite der Knolle entsprungen.

Das Resultat dieses Versuches lautet dahin: keine einzige der neu entstandenen Knollen hat eine Knospe auf der während des Versuches abwärts gekehrten Seite erzeugt; wo Knospen auf dieser Seite zu finden sind, bleibt kein Zweifel, dass sie schon vor dem Versuch auf der damaligen Oberseite angelegt waren.

Im März 1881 wurden je 2 grosse Knollen in 3 grosse Töpfe gelegt und in gewöhnlicher Lage so lange stehen gelassen, bis die Laubtriebe 8—10 cm hoch aus der Erde heraus waren. — Am 9. Mai wurden die 3 Töpfe umgekehrt auf unsere Gestelle gesetzt und die Böden der Töpfe ausgeschlagen; die erwähnten Laubsprosse mussten also abwärts wachsen, sie blieben deshalb im Laufe des Sommers bis Ende September ziemlich schwach, nur 1—1,5 m lang, blühten auch nicht.

Am 8. Oktober untersucht, ergab sich Folgendes: von den 6 Mutterknollen haben die grössten, ähnlich, wie es die Kartoffeln im Keller thun, dicht aufsitzende Brutknollen getrieben, theils auf der Zenithseite, theils seitwärts. Aus diesen und einer neu entstandenen Wurzelknolle entsprangen auf der Zenithseite zusammen 10 Knospen, alle klein, aber keine einzige auf der abwärts gekehrten Seite. — Es haben sich an den 6 Pflanzen nur 11 kleine Tochterknollen an langen Wurzelfäden gebildet; an all' diesen Knollen sitzen einige kleine Knospen nur auf der Zenithseite, keine einzige auf der Unterseite.

Das Resultat dieses Versuches bestätigt also das vorjährige, und ganz allgemein ist auszusprechen, dass an den Knollen von Thladiantha dubia die Knospen ausschliesslich an der während ihrer Bildung zenithwärts liegenden

Seite entspringen, und dass ausserdem vermöge einer inneren Disposition das akropetale Ende bei der Knospenbildung bevorzugt ist, was, wie schon erwähnt, der von Vöchting aufgestellten Regel widerspricht.

Versuche mit Dioscorea sativa und D. Japonica.

Ich habe in den Jahren 1880 und 1881 sehr zahlreiche Versuche mit den Knollen dieser Pflanzen ausgeführt. Bekanntlich sind diese Knollen langgezogen, keulenförmig, zuweilen 60—70 cm lang, an ihrem Unterende 5—6 cm dick. Erst durch meine Vegetationsversuche überzeugte ich mich, dass diese nach unten viel dicker werdenden Knollen echte Wurzeln und zwar Hauptwurzeln sind, die aber nur in ihrer Jugend sich als solche deutlich erkennen lassen, später die Wurzelhaube verlieren und auch in ihrer anatomischen Struktur nicht mehr als Wurzeln zu erkennen sind. Im Herbst sterben die Pflanzen mit Ausnahme dieser senkrecht im Boden steckenden Knolle ab, die im nächsten Frühjahr aus ihrem dünnen Oberende neue Sprosse entwickelt und dabei von Jahr zu Jahr an Grösse zunimmt und dünne Nährwurzeln austreibt.

Ich habe nun grössere und kleinere derartige Knollen durch Querschnitte in 3—10 Stücke zerschnitten und diese entweder in ihrer normalen oder in der umgekehrten Lage, oder auch horizontal in Erde gelegt. An jedem Stück entstand wenigstens Eine neue Pflanze. Das Ueberraschende bei der Regeneration ist in diesem Fall, dass nicht etwa, wie gewöhnlich an gewissen Stellen des Mutterstückes, Sprosse, und an anderen Stellen Wurzeln entstehen; zwar treiben die alten Stücke selbst auch neue Wurzelfäden, allein die Hauptsache ist, dass aus gewissen Punkten der alten Knollenstücke junge Pflanzen entspringen, welche sich genau so wie junge Keimpflanzen verhalten, d. h. es entwickelt sich jedesmal unterhalb eines die Basis des Sprosses bezeichnenden Niederblattes eine von vornherein sehr kräftige Hauptwurzel, welche später zu der beschriebenen Knolle anschwillt, senkrecht abwärts wächst und, wie ich mich überzeugt habe, in hohem Grade geotropisch ist; aufwärts von dem genannten Niederblatt wächst ein Spross, der erst einige andere Niederblätter und später oberhalb der Erde kräftige Laubblätter erzeugt; mit einem Wort, das Gebilde, welches an einem alten Knollenstück entsteht, verhält sich in jeder Beziehung wie eine neue, von vornherein aus Hauptwurzel und Hauptspross bestehende Pflanze.

Was nun den Ort betrifft, wo diese junge Pflanze aus dem Knollenstück entspringt, so lässt sich nur das Eine mit Bestimmtheit sagen: niemals aus der Mitte eines Querschnittes, für gewöhnlich dicht am Rande eines solchen, oder seltener aus der Oberfläche seitlich an dem Stück. Liegt das Knollenstück horizontal, so wächst die junge Pflanze gewöhnlich an einem untersten Punkte eines Querschnittes heraus.

Zusatz 1892.

Was nun die Einwirkung der Schwere auf den Ursprungsort der neuen Sprosse an den Knollenstücken betrifft, so habe ich durch spätere Vegetationsversuche ein bestimmteres Ergebniss erhalten, als damals, wo ich die vorliegende Abhandlung schrieb. Ich unterdrücke daher die in der Originalabhandlung enthaltenen Sätze auf pag. 709 (unten) und 110 (oben) und verweise hier einstweilen auf die beigegebenen Figuren und deren Erklärung, aus der man eine sehr entschiedene „Nachwirkung" oder „Prädisposition" in der Mutterknolle erkennen wird. Indessen werden weitere Untersuchungen erwünscht sein; eine genaue Beschreibung meiner späteren Untersuchungen war mir bisher unmöglich.

Fig. 125. Fig. 126.

Je eine Knolle (echte Wurzel), welche im vorigen Jahr senkrecht abwärts gewachsen war, in je zwei Hälften getheilt; *u* die untere (der Wurzelspitze entsprechend), *o* die obere (der Wurzelbasis entsprechend) Hälfte in der durch die Figuren dargestellten Lage im Frühjahr eingepflanzt. — Jede Hälfte hat einen Spross erzeugt (*s*), dessen unteres Ende eine Wurzel trägt, die genau wie eine Hauptwurzel an einer Keimpflanze sich verhält und später zu einer grossen Knolle anschwillt. — *b* überall das erste Niederblatt. *x* und *y* sind die Bruchflächen der vorjährigen Mutterknolle *KK*. — In Fig. 125 ist der Basaltheil der Mutterknolle in seiner ursprünglichen Lage eingepflanzt; in Fig. 126 ist der Basaltheil *o* der Mutterknolle umgekehrt eingepflanzt. — Die Pfeile zeigen die Richtung der Schwerkraft für die betreffenden Theile der Mutterknolle im vorigen Jahr. — Die neuen Sprosse sind also sämmtlich an demjenigen Ende eines Bruchstückes der Mutterknolle entstanden, welches im vorigen Jahr aufwärts (zenithwärts) gekehrt war, eine Folge der Prädisposition durch die Schwere im vorigen Jahr. Nur selten entsteht bei gleichem Experiment ein neuer Spross an anderer Stelle als die Figuren zeigen. Diese Bilder sind nach späteren Versuchsergebnissen mit zahlreichen Wurzelknollen gewonnen. Zusatz 1892.

§ 9.

Es handelt sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse weit weniger darum, Gestaltungsvorgänge im Pflanzenreich im Einzelnen genau auf physikalisch-chemische Vorgänge zurückzuführen, als vielmehr darum, nachzuweisen, dass überhaupt zufällige, physische Eingriffe im Stande sind, vegetabilische Gestaltungsvorgänge hervorzurufen. Durch letzteres nämlich wird eo ipso bewiesen, dass die sogenannten morphologischen Prozesse, wie alle übrigen physischen und chemischen Vorgänge, in der Natur causal[1]) begreifbar sind, wenn wir auch gegenwärtig keineswegs die Verkettung der Ursachen im Einzelnen nachweisen können. Aber damit dieser Weg der Forschung angebahnt werde, müssen eben die alten morphologischen Vorurtheile beseitigt sein, denn was die bisherige Morphologie in Gegensatz zu der Naturwissenschaft stellte, war eben der Umstand, dass von einer causalen Begründung der fraglichen Erscheinungen überhaupt gar nicht weiter geredet wurde.

In diesem Sinne hob ich schon in dem ersten Aufsatz über Stoff und Form pag. 1160 folgenden Ausspruch Hanstein's deshalb hervor, weil dieser den wahren Sinn der bisherigen (zumal von Alexander Braun und seiner Schule vertretenen) Morphologie klar ausspricht: „Das Bild des ganzen Organismus", sagt Hanstein, „welches erst in der Zukunft materiell fertig gestellt wird, wirkt schon vor und bei der Anlage der Theile in der Gegenwart virtuell als Bewegungsursache, gleichwie der Riss, nach welchem der Bauarbeiter seine Werkstücke einsetzt." Dieser Satz steht vollkommen im Einklang mit dem aus der platonischen Ideenlehre hervorgegangenen deutschen Idealismus oder besser der Scholastik in der älteren Morphologie. Im Grunde genommen, besagt jedoch dieser Satz im Wesentlichen ganz dasselbe, wie der oben citirte Ausspruch Darwin's: „Eichen und Pollenkörner, der befruchtete Same, oder das befruchtete Ei, eben so gut wie Knospen, enthalten eine Menge von Keimen oder bestehen hieraus, welche von jedem einzelnen Atom des Organismus abgegeben werden." Bekanntlich läuft ja Darwin's Pangenesis darauf hinaus, dass die Keimchen die Species konserviren, sie leisten also dasselbe, wie Hanstein's Bild des ganzen Organismus, nach welchem die Bewegungen der Materie sich richten. Der Hauptunterschied beider Ansichten liegt darin, dass Hanstein's Satz auf dem Boden des theoretischen Idealismus durchaus richtig gedacht ist; dagegen steht Darwin's Pangenesis mit ihren Keimchen auf dem Boden des ganz unklaren Materialismus, wie er vor allen Zeiten populär gewesen ist, jenes Materalismus, welcher über Naturkräfte verfügt, die kein Physiker und Che-

[1]) Zum Verständniss dieses Satzes möchte ich auf meine „Geschichte der Botanik" (p. 166 ff.) hinweisen, wo ich darlegte, dass und warum die alte Morphologie zumal der Schimper-Braun'schen Schule von physischen Ursachen morphologischer Erscheinungen nichts wissen wollte. Zusatz 1892.

miker kennt, welcher der Materie Eigenschaften zuschreibt, wie man sie gerade zur flüchtigsten, scheinbaren Erklärung unverstandener und ungenau beobachteter Thatsachen braucht.

Sowohl dem mit der Naturwissenschaft unvereinbaren Ausspruch Hanstein's, wie dem mit jeder Wissenschaft unvereinbaren Satze Darwin's wird, wie ich glaube, dadurch am besten entgegengetreten, dass man möglichst zahlreiche und möglichst gut beobachtete Thatsachen zusammenstellt, aus denen mit Bestimmtheit folgt, dass durch irgendwelche zufällige äussere Eingriffe normale oder abnorme Gestaltungsvorgänge am Organismus hervorgerufen werden. Ich möchte in dieser Hinsicht nachträglich noch an die in meinem ersten Aufsatz nicht erwähnten, durch Aecidium elatinum verursachten Hexenbesen der Edeltanne erinnern, sowie auch an die Veränderungen, welche die Algen erleiden, wenn sie von Flechtenpilzen eingeschlossen werden. Je mannigfaltiger die Erscheinungen sind, welche den causalen Zusammenhang äusserer Eingriffe mit sogenannten morphologischen Prozessen, d. h. mit Gestaltungsvorgängen im Pflanzenreich, beweisen, desto besser. In diesem Sinne ist mir nun auch eine neue Publikation von Peyritsch (Zur Aetiologie der Chloranthien einiger Arabis-Arten, Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XIII, pag. 1) willkommen, da er den experimentellen Beweis liefert, dass bei einer Reihe von Arabis-Arten (hirsuta, Soyeri, ciliata, alpina, pumila, turrita) durch Blattläuse (Aphis) Blüthenvergrünungen hervorgerufen werden, also gerade diejenigen Erscheinungen, deren sich die formale, herkömmliche Morphologie besonders angenommen hat, und betreffs deren ich mich schon in meinem ersten Aufsatz § 3 geäussert habe, ohne zu ahnen, dass meine Ansichten so rasch eine empirische Bestätigung finden würden. Peyritsch fasst seine Ergebnisse pag. 12 folgendermassen zusammen: „Die Erscheinungen, welche die Aphis auf den Arabis-Arten hervorruft, sind, wie aus den mitgetheilten Vergrünungsgeschichten hervorgeht, verschieden je nach dem Entwickelungsgrade, in dem sich die Blüthensprosse zur Zeit der Infektion befinden, je nachdem eine grössere oder geringere Anzahl von Thieren übertragen werden und je nach der Empfindlichkeit der Pflanze auf den thierischen Eingriff. Selbstverständlich ist auch die Dauer des Aufenthaltes der Thiere auf der Pflanze nicht gleichgültig. Vorausgesetzt, dass die Blüthenknospen, auf welche Thiere übertragen werden, nicht zu weit in der Entwickelung vorgeschritten sind, zeigen sich unfehlbar die ersten Erscheinungen der Vergrünung eine Woche nach geschehener Infektion und sind 8—10 Tage nach Beginn des Versuches exquisit. Wie der zuletzt geschilderte Versuch zeigt, genügen wenige, selbst nur ein Thier, um deutliche Vergrünung der Blüthen zu bewirken. Sind Blüthenknospen ziemlich weit entwickelt, d. h. dem Aufblühen nahe, andere weniger, und werden nur ein bis wenige Thiere auf sie übertragen, so bietet sich folgendes Bild dar: An der Blüthenstandachse findet ein stufenweiser Uebergang von normalen Blüthen zu vergrünten statt, die

Blüthenstandachse ist verlängert, die Internodien zwischen den Insertionen aufeinander folgender Blüthen nehmen nach aufwärts zu allmählich an Länge ab. Allmählicher Uebergang von normalen zu vergrünten Blüthen findet statt, wenn eine grössere (30—80 und mehr) Anzahl von Thieren übertragen werden, wenn selbstverständlich die Traube Blüthen von verschiedenen Entwickelungsgraden besitzt; die Blüthenstandachse ist in der Gegend der Insertion der vergrünten Blüthen augenfällig verkürzt und zugleich gekrümmt, die Internodien nehmen nach aufwärts zu, in der Gegend, wo die vergrünten Blüthen entspringen, plötzlich an Länge ab uud bleiben verkürzt in dem Bereiche, wo die Blüthenstandachse vergrünte Blüthen trägt. Sind die Blüthenknospen noch sehr jugendlich, so vergrünen alle Blüthen, sind die Blüthen in der Anlage begriffen, so bilden sich, wenn in diesem Momente die Pflanze von den Thieren befallen wird, dichte Knäuel kurz gestielter, kleiner Blüthen aus, bei welchen die Petalen und insbesondere die Staubgefässe und das Pistill sehr verkleinert, öfters minimal erscheinen. In allen Fällen ist das Wachsthum der Blüthenblätter gehemmt, die Petalen entfalten sich gewöhnlich nicht in der Weise wie normale, die Platte der Blumenblätter steht in der Verlängerung des Nagels oder steht nur sehr wenig von demselben ab, die Staubgefässe sind verkürzt, die Filamente und Antheren grün, oder letztere wenigstens grünlich, sie enthalten rudimentären grünlichen Pollen, die Hemmung des Längenwachsthums zeigt sich besonders deutlich bei den Carpiden. Im normalen Zustand ist das fernere Längenwachsthum nach der Anthese von der geschehenen Befruchtung oder doch von der Bestäubung abhängig, in den vergrünten Blüthen erreichen die Schoten nach Wochen kaum die halbe Länge der normalen, reifen Schote, gewöhnlich bleiben sie noch mehr verkürzt, doch findet immerhin eine Zunahme im Längendurchmesser derselben nach der Entfaltung der vergrünten Blüthe statt, die Schoten bleiben geschlossen, sie sind zweifächerig; die Ovula sind in ihrer Entwickelung zurückgeblieben, halb amphitrop, oder einige fasst orthotrop, die Integumente nicht verblättert."

§ 10.

Betrachtung über die Natur der Vegetationspunkte.

Wo es sich um Organbildung im Pflanzenreich und damit zusammenhängende Fragen handelt, wird man immer wieder auf die Vegetationspunkte und die Embryonen zurückgeführt; freilich ist fast alles, was wir darüber gegenwärtig wissen, auf dem Boden der formalen Morphologie erwachsen, während die physiologische Forschung auf diesem Gebiet noch kaum angebahnt ist. Indessen lässt sich schon jetzt eine Reihe von Thatsachen und Beziehungen zusammenstellen, welche, wie ich glaube, geeignet sind, die wahre Natur der Vegetationspunkte in einem anderen Licht erscheinen zu lassen und die Forschung auf einen fruchtbareren Weg zu führen. Es

handelt sich, um dies hervorzuheben, nicht etwa um Aufstellung einer neuen fertigen Theorie, sondern um rudimentäre Anfänge, aus denen sich später eine solche entwickeln kann; Hauptsache ist, dass ein Anfang gemacht wird.

Zunächst möchte ich noch einmal an das erinnern, was ich in meiner Abhandlung über die Anordnung der Zellen, pag. 1124 und 1125 des vorliegenden Bandes, gesagt habe. Ich wies darauf hin, dass die wesentlichste Bedeutung der Vegetationspunkte keineswegs, wie gewöhnlich gesagt wurde, darin liegt, dass sie vorwiegend das Wachsthum vermitteln, noch weniger die Orte des raschesten Wachsthums sind, ihre Bedeutung liege vielmehr darin, dass in ihnen die Anfänge der neuen Aussprossungen und der Gewebebildung zu suchen sind. Ein zweites Moment von hervorragendster Bedeutung fand ich darin, dass alle normalen Vegetationspunkte einer reich verzweigten Pflanze direkt von dem Embryo, aus dem sie sich entwickelt hat, abstammen: jeder normale Vegetationspunkt einer Wurzel oder eines Sprosses ist direkt aus einem früheren Vegetationspunkt entstanden, und verfolgt man diese Entstehung rückwärts, so gelangt man bis zum Embryo, der, anfangs selbst noch undifferenzirt, zunächst die beiden Vegetationspunkte für Wurzel und Spross liefert. „Die Vegetationspunkte", sagte ich, „rücken von einander weg, sie stossen einander gewissenmassen ab, indem ihre basalen Gewebetheile sich in differenzirte Gewebe verwandeln, welche lebhaft wachsen und dann Dauergewebe darstellen. Jeder Vegetationspunkt ist gewissermassen ein Ueberrest des Urmeristems des Embryos, aus welchem sich die erste Sprossanlage (und Wurzelanlage) einer Pflanze entwickelt." Das Urmeristem oder besser das embryonale Gewebe regenerirt sich also aus den ursprünglich enstandenen Vegetationspunkten des Embryos immer wieder durch Ernährung, aber so, dass diese Regeneration in normalen Falle in der Art verläuft, dass aus der Substanz eines gegebenen Vegetationspunktes direkt neue Vegetationspunkte hervorgehen. Da die Substanz der Vegetationspunkte aber sich kontinuirlich aus dem Embryo ableitet und auch in ihrer gesammten Beschaffenheit mit embryonalem Gewebe zur Zeit der allerersten Entwickelung identisch ist, so können wir das Gewebe der Vegetationspunkte einfach als embryonales Gewebe bezeichnen, Die Substanz der Vegetationspunkte stimmt nicht nur bezüglich ihrer chemischen und cellulären Beschaffenheit, sondern auch darin mit der primären Substanz des Embryos überein, dass sie im Stande ist, neue Organanlagen zu erzeugen.

Ferner wies ich kurz darauf hin, dass die sogenannten adventiven Sprossungen sich dadurch auszeichnen, dass sie aus Vegetationspunkten hervorgehen, welche nicht unmittelbar aus normalen Vegetationspunkten, also auch nicht unmittelbar aus dem Embryo abzuleiten sind. Es muss also in der Pflanze unter Umständen an gewissen Punkten des Dauergewebes embryonale Substanz, unabhängig von vorhandenen Vegetationspunkten, entstehen die geeignet ist, neue Vegetationspunkte zu erzeugen. Es ist aber bekannt,

dass bei ungestörtem Wachsthum der allermeisten Pflanzen nur äusserst selten eigentlich adventive Vegetationspunkte in dem eben bestimmten Sinne auftreten: viele sogenannte adventive Sprossungen werden bekanntlich in frühester Jugend ihrer Mutterorgane, wo diese selbst noch aus embryonalem Gewebe bestehen angelegt; die Entstehung neuer adventiver Vegetationspunkte aus älterem Gewebe scheint auf einzelne Fälle beschränkt zu sein, und auch diese, z. B. die Entstehung der Knospen an den Einkerbungen der Blätter von Bryophyllum und auf den Blättern von Cardamine pratensis (Hansen) sind in so fern noch zweifelhaft, als die vorliegenden Untersuchungen keinerlei Auskunft darüber geben, ob an den betreffenden Orten nicht vielleicht Ueberreste embryonaler Substanz sich erhalten haben, welche aus der frühesten Jugend des betreffenden Organs abstammen und bei dem Wachsthum der übrigen Theile desselben sich in ihrer Natur als embryonale Substanz erhalten haben. Es ist also in den meisten Fällen, wo an normal vegetirenden Pflanzen adventive Vegetationspunkte an älteren Organen zum Vorschein kommen, nicht gewiss und mikroskopisch vielleicht auch nicht direkt zu entscheiden, ob sie nicht etwa doch von normalen, d. h. aus dem Embryo hergeleiteten Vegetationspunkten. ihren Ursprung genommen haben. Anders scheint es dagegen in solchen Fällen zu liegen, wo an abgeschnittenen Spross- und Wurzelstücken neue Vegetationspunkte an solchen Orten zum Vorschein kommen, wo sie bei ungestörtem Wachsthum nicht entstanden wären. Es ist aber bekannt, dass keineswegs alle Pflanzen an abgeschnittenen Stücken adventive Vegetationspunkte entwickeln; in manchen Fällen geht es gar nicht, in den meisten anderen Fällen bedarf es besonders günstiger Umstände und gewöhnlich langer Zeit, bis in der Nähe der Schnittflächen abgeschnittener Stücke sich Vegetationspunkte von Wurzeln oder Sprossen bilden. Ich stelle mir vor, dass bei normal vegetirenden Pflanzen im älteren Gewebe, besonders in den Assimilationsorganen, diejenigen chemischen Verbindungen entstehen, welche in die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse einwandern und die embryonale Substanz derselben ernähren; wird nun ein älteres Stück von der Pflanze abgeschnitten, so können in demselben kleine Quantitäten dieser embryonalen Substanz oder der betreffenden chemischen Verbindung, welche im Begriff waren, nach den Vegetationspunkten der Wurzeln und Sprosse hin zu wandern, noch enthalten sein; an den Schnittflächen sammeln sich nun diese sehr geringen Quantitäten embryonaler Substanz und veranlassen die Entstehung neuer Vegetationspunkte.

Die nächstliegende Frage wäre nun die, um was für chemische Verbindungen es sich handelt, wenn von embryonaler Substanz die Rede ist. Ich habe in dieser Beziehung schon in meinem ersten Aufsatze darauf hingewiesen, dass es sich nicht einfach um die mikrochemisch nachweisbaren plastischen Stoffe, Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette handeln könne, dass es sich vielleicht um sehr kleine Quantitäten noch unbekannter Substanz

handelt, welche erst ihrerseits jene plastischen Substanzen zur Ansammlung an bestimmten Punkten, nämlich in den Vegetationspunkten, veranlassen. Vor Allem scheint mir eines von grosser Wichtigkeit: nämlich die äusserst geringe Quantität der embryonalen Substanz selbst bei grossen, mächtigen Pflanzen. Der Embryo, aus welchem die ersten Blattanlagen und Wurzeln sich hervorbilden, ist bekanntlich immer von mikroskopischer Kleinheit, sein gesammtes Gewicht dürfte kaum jemals den tausendsten Theil eines Milligramms erreichen, wovon wenigstens zwei Drittel Wasser sind. Ganz ähnlich ist es aber auch mit den Vegetationspunkten einer grossen, erwachsenen Pflanze. Das eigentlich embryonale Gewebe eines solchen, sein „Urmeristem" im engsten Sinne des Wortes, dürfte nur selten 0,01 Milligramm wiegen; bei einer Pflanze mit 100 Vegetationspunkten also wäre die Masse derselben nur 1 Milligramm, bei einem Baum mit hunderttausend Vegetationspunkten von Wurzeln und Sprossen also nur ein Gramm, während die übrige Substanz hunderte selbst tausende von Kilogramm beträgt.

Nun bin ich aber der Meinung, dass es sich, abgesehen von dem Wasser des embryonalen Gewebes und von den dort befindlichen Kohlehydraten und Fetten, nicht einmal, streng genommen, um das gewöhnliche Protoplasma handelt, dass vielmehr in diesem letzteren eine besonders qualifizirte chemische Verbindung vorhanden sein muss, durch welche die besondere Natur der Vegetationspunkte im Gegensatz zu den älteren, schon entwickelten Organen bestimmt wird. Wenn dies nun der Fall sein sollte, dann wäre innerhalb der ohnehin schon äusserst geringen Masse aller embryonalen Gewebe des Embryos, so wie der Vegetationspunkte einer grossen Pflanze nur ein äusserst kleiner Bruchtheil als der eigentlich für uns in Betracht kommende Stoff anzunehmen.

Mir war in dieser Beziehung immer die allgemein bekannte Thatsache von Interesse, dass in den Vegetationspunkten die Zellkerne einen auffallend grossen Raum einnehmen, die kleinen Zellen fast erfüllen und also einen erheblichen Bruchtheil der Masse des embryonalen Gewebes darstellen. Das Gewicht dieser Wahrnehmung wird nun dadurch noch vermehrt, dass wir durch Schmitz von dem Vorhandensein der Zellkerne auch in solchen Kryptogamen, wo man sie früher nicht erkannt hatte, unterrichtet sind, und dass selbst in den nicht cellulären Vegetationspunkten der Cöloblasten sehr zahlreiche Zellkerne beisammen liegen, die erst später bei dem Wachsthum aus einander rücken. Vergleicht man mit diesen Thatsachen die höchst untergeordnete Rolle, welche die Zellkerne in ausgewachsenen, grossen Parenchymzellen spielen, wo ihre Masse gegenüber dem sonstigen Zellinhalt kaum in Betracht kommt, so muss die Anhäufung der Zellkernsubstanz im Gewebe der Embryonen und Vegetationspunkte um so mehr auffallen, da nur diese Theile der Pflanzen die Fähigkeit haben, neue Organe zu erzeugen. Nun haben aber ferner die neuen Untersuchungen von Flemming, Strasburger,

Schmitz u. A. gezeigt, dass im Zellkern selbst ein grosser Theil der Substanz im Wesentlichen die Eigenschaften des Protoplasmas besitzt; das dem Zellkern selbst Eigene, ihn vom Protoplasma Unterscheidende ist sein Gehalt an Nuclein, dessen merkwürdige Gestaltveränderungen bei der Zelltheilung von den genannten Forschern so eingehend studirt wurden. Die Bedeutung des Nucleins aber gewinnt einen weiteren Nachdruck durch die schon von Anderen angebahnte, von Zacharias und Guignard näher festgestellte Thatsache, dass es die Substanz des Zellkerns, also wohl vorwiegend die des Nucleins ist, welche bei der Befruchtung das wirksame Element darstellt.

Es wäre kaum rathsam, auf diese noch zu unbestimmten Daten hin die Behauptung wagen zu wollen, **dass das Nuclein diejenige Substanz sei, welcher die befruchteten Embryonen und die daraus hervorgehenden Vegetationspunkte ihre Gestaltungsfähigkeit verdanken.** Sollte sich jedoch diese oder eine ihr nahe liegende Annahme später rechtfertigen, so wird man nicht vergessen dürfen, dass während des Wachsthums und der damit verbundenen fortschreitenden Neubildung von Vegetationspunkten auch eine Vermehrung des Nucleins durch Ernährungsprozesse stattfinden muss. Hierbei bleibt es einstweilen unbestimmt, wo das Nuclein ursprünglich erzeugt wird, ob schon in den Assimilationsorganen oder aus deren Produkten anderwärts: die Regeneration an abgeschnittenen Pflanzentheilen würde jedoch darauf hinweisen, dass das Nuclein oder diejenigen chemischen Verbindungen, aus denen es schliesslich entsteht, in älteren Gewebetheilen anzutreffen sind, aus welchen es nach den Vegetationspunkten hinwandert. (Vergl. die Untersuch. von Boveri, Flemming, Guignard.)

Dass es sich bei der Bildung neuer Vegetationspunkte, speziell auch der adventiven, gewiss nicht blos um die Ansammlung von Eiweissstoffen, Fetten und Kohlehydraten handeln kann, schliesse ich daraus, dass diese Substanzen eben doch überall im Zellgewebe vorhanden sind, und wenn es nur auf sie ankäme, könnten ja adventive Vegetationspunkte fast überall entstehen, besonders wenn man bedenkt, wie ausserordentlich klein die Masse eines Vegetationspunktes ist. Es muss also wohl darauf ankommen, dass eine chemische Verbindung, welche nicht überall gleich jenen genannten Stoffgruppen in erheblicher Masse im Zellgewebe vorhanden ist, sondern eine Verbindung, welche nur in äusserst kleiner Quantität und nur unter besonders günstigen Vegetationsbedingungen sich bildet, an denjenigen Orten sich sammelt, wo Vegetationspunkte entstehen sollen. Mit ihr zugleich, oder besser: durch sie veranlasst, können dann Eiweisssubstanzen, Fette und Kohlehydrate an diesem Ort sich ansammeln und so die Masse des Vegetationspunktes bilden.

Man könnte Anstoss daran nehmen, dass ich einem Stoff von so äusserst geringer Quantität in der Pflanze eine so hochwichtige Bedeutung beilege. Allein einerseits führen eben die angeführten Gründe zu einer solchen An-

nahme, und anderseits fehlt es keineswegs an Analogien dafür, dass äusserst kleine Stoffmengen die weitgehendsten Wirkungen hervorrufen können; ich erinnere in dieser Hinsicht an die Fermente, von denen fast unwägbare Spuren fast unbegrenzte Massen anderer Stoffe zersetzen, und ferner an die Erfolge der Befruchtung. Gewiss ist doch das Quantum des Befruchtungsstoffes, der durch ein Spermatozoid oder durch einen Pollenschlauch auf die Eizelle übertragen wird, ein unbegreiflich kleines Quantum, welches nach Milliontheilen eines Milligramms rechnet, und dennoch bestimmt dieses kleine Stoffquantum nicht nur überhaupt die Weiterentwickelung der Eizelle, sondern das gesammte spätere Wachsthum des neuen Organismus, wie mit Bestimmtheit die Bastarde zeigen, in denen vermöge jener kleinen Quantität von Befruchtungssubstanz dennoch später die väterlichen Eigenschaften deutlich hervortreten. Da nun bei den Pflanzen sämmtliche Organe aus den Vegetationspunkten hervorgehen und diese ursprünglich aus der befruchteten Eizelle entstanden sind, sich genetisch auf dieselbe zurückführen lassen, so kommen wir zu dem Schluss, dass in den Vegetationspunkten selbst sogar nach Jahren die Wirkung des in die Eizelle eingetretenen Befruchtungstoffes noch zum Vorschein kommt.

Man könnte schliesslich noch einwenden, es sei unverständlich wie eine grössere Masse von plastischen Pflanzenstoffen durch eine sehr geringe Quantität eines anderen Stoffes dazu veranlasst werden könnte, eine bestimmte organische Form anzunehmen. Diesem Einwurf gegenüber würde ich jedoch fragen: ist es denn verständlich, wie bei der Bildung der Krystalle von schwefelsaurem Natron ($Na_2SO_4 + 10H_2O$) die 180 Gewichtstheile Krystallwasser durch 142 Gewichtstheile Na_2SO_4 veranlasst werden, in die Form eines monoklinen Prismas einzutreten, obgleich doch die Krystallform des Wassers für sich allein eine hexagonale ist? Offenbar wird hier durch eine kleinere Quantität des Salzes eine grössere Quantität von Wasser dazu veranlasst, eine von dem Salz abhängige Form anzunehmen.

Sollten fortgesetzte Untersuchungen nun ergeben, dass das Nuclein die ihm von mir zugeschriebene Rolle bei der Bildung der Vegetationspunkte wirklich spielt[1]), so würde sich dann die weitere Folgerung anschliessen, dass es verschiedene Arten von Nuclein geben müsse, die vielleicht chemisch nicht zu unterscheiden sind, die aber, ähnlich wie die Weinsäure und Antiweinsäure, wie rechts- und linksdrehender Zucker sich unterscheiden und gegen äussere physikalische Einflüsse verschieden reagiren[2]).

[1]) Dass dies wirklich der Fall ist, dürfte aus den neuen Arbeiten, für die Pflanzen speziell aus denen von Guignard hervorgehen. Zusatz 1892.

[2]) Bei dieser Gelegenheit möchte ich hier nicht unerwähnt lassen, dass Pasteur bei Anwendung von Traubensäure zur Ernährung niederer Pilze fand, dass die rechtsdrehende Weinsäure von den Pilzen aufgenommen wird, während die linksdrehende zurückbleibt.

Ungefähr in diesem Sinne würde sich dann das Nuclein, welches die Bildung von Wurzelvegetationspunkten einleitet, von demjenigen unterscheiden, welches bei der Anlage von Sprossvegetationspunkten den Anstoss giebt.

Würzburg, 9. Februar 1882.

Zusatz zu der Abhandlung XLIII.

Kontinuität der embryonalen Substanz.

Der meinen Abhandlungen über „Stoff und Form“ zu Grunde liegende Gedanke tritt nirgends klarer hervor, als bei den Vorgängen der Fortpflanzung überhaupt und der sexuellen im Besonderen und bei dem Antheil, den die Substanz der Vegetationspunkte bei den verschiedensten Formen der Fortpflanzung nimmt. —

In der 1. Aufl. meiner Vorlesungen vom Jahre 1882 sagte ich unter dem Titel: „Die Wirkung der Sexualzellen aufeinander“ und: „Kontinuität der embryonalen Substanz“ (Vorlesung XLIII) Folgendes:

„Schon wiederholt bei anderen Gelegenheiten habe ich auf die bisher viel zu wenig beachtete Thatsache hingewiesen, dass die Kontinuität des Pflanzenlebens sich vorwiegend in der Kontinuität der embryonalen Substanz ausspricht. Ich habe ausführlich auseinandergesetzt (z. B. p. 1125), dass im normalen Verlauf eines Pflanzenlebens, selbst in dem hundertjährigen eines Baumes, die neuentstehenden Vegetationspunkte immer die Nachkommen vorausgehender Vegetationspunkte sind, dass schliesslich alle die zahlreichen, aber kleinen Vegetationspunkte einer vielverzweigten Pflanze aus dem ersten Vegetationspunkt der Keimpflanze sich ableiten lassen. Dieser aber ist unmittelbar ein Ueberrest von der Substanz der befruchteten Eizelle oder von dem, was ich die embryonale Substanz nenne. Die Frage ist nun, ob auch die embryonale Substanz der Eizelle selbst diese Kontinuität fortsetzt und diese Frage muss mit einem entschiedenen Ja beantwortet werden: die unzähligen sorgfältigen embryologischen Untersuchungen der letzten 40 Jahre lassen keinen Zweifel darüber, dass sowohl die Eizellen wie auch Zoospermien und Pollenkörner aus Mutterzellen entstehen, welche ganz direkte Descendenten von Vegetationspunkten sind, aus denen die sie erzeugenden umfangreicheren Geschlechtsorgane hervorgehen; zumal neueste Beobachtungen von Goebel betonen ausdrücklich, dass schon in den frühesten Jugendzuständen die Zellen, aus welchen die eigentlichen Sexualzellen hervorgehen werden, an der materiellen Beschaffenheit ihres Inhaltes zu erkennen sind, zu einer Zeit, wo das sie umgebende Gewebe noch ganz den Charakter des sogenannten Urmeristems oder des embryonalen Gewebes der Vegetationspunkte besitzt. Die Differenzirung der beiden Sexualprodukte beginnt also

im Innern von Vegetationspunkten, das Produkt der sexuellen Vereinigung ist ein Embryo, dessen Gewebemasse mit der eines Vegetationspunktes identisch ist und aus welcher die ersten Vegetationspunkte der neuen Pflanze als Ueberreste abzuleiten sind.

So wenig wie die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist auch die sexuelle dazu berufen, im strengsten Sinn des Wortes einen neuen Organismus zu produziren; die Elemente, aus denen dieser entsteht, sind selbst nur Produkte der embryonalen Substanz einer früheren Pflanze und schliesslich können wir sagen: **das was sich seit dem Beginn des organischen Lebens auf der Erde kontinuirlich immerfort in dem ewigen Wechsel aller Gestaltungen, in dem beständigen Wechsel von Leben und Tod lebendig erhalten und sich immerfort regenerirt hat, das ist die embryonale Substanz der Vegetationspunkte, die in bestimmten Fällen sich in männliche und weibliche differenzirt, um sich dann wieder zu vereinigen.** In diesen winzig kleinen Stoffmassen hat sich das organische Leben in dem langwierigen Verlauf der geologischen Epochen beständig selbst erhalten; diejenigen Theile der Pflanzen, welche sich dem Auge unmittelbar darbieten, die ausgewachsenen Wurzeln, Sprossachsen, Blätter, die Holzmassen u. s. w., dies alles sind Produkte jener embryonalen Substanz, die sich beständig regenerirt, während diese ihre Produkte zwar an Masse millionenfach sie überwiegen, aber keiner Regeneration fähig sind; sie sind es nicht, in denen sich die Kontinuität des organischen Lebens erhält, aber sie sind es, die durch ihre gemeinsame Arbeit den Assimilationsprozess und den Stoffwechsel hervorrufen und ein sehr kleines Quantum der Substanz, die sie zu ihrem Wachsthum nicht selbst verbrauchen, wird zur Ernährung der embryonalen Substanz der Vegetationspunkte und Sexualzellen benutzt."

Der gegenwärtig in der Litteratur oft hervorgehobene Unterschied von „somatischen" Zellen und Geweben gegenüber dem, was ich 1882 die embryonale Substanz und dem, was Weismann 1885 (Die Kontinuität des Keimplasmas. Jena 1885.) das „Keimplasma" genannt hat, ist in den vorausgehenden Sätzen klar ausgesprochen.

Chronologische Reihenfolge der gesammelten Abhandlungen.

1859. Das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen.
1859. Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne (Phaseolus multiflorus).
1859. Ueber den Einfluss der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen.
1860. Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur.
1859—1860. Quellungserscheinungen an Hölzern.
1859—1860. Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzentheile.
1860. Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile.
1862. Zur Keimungs-Geschichte der Gräser.
1862. Zur Keimungs-Geschichte der Dattel.
1862. Uebersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll.
1862. Mikrochemische Untersuchungen.
1862. Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern.
1862. Saure, alkalische und neutrale Reaktion der Säfte lebender Pflanzenzellen.
1862. Keimung des Samens von Allium Cepa.
1863. Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls.
1863. Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane.
1863. Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane.
1863. Die obere Temperatur-Grenze der Vegetation.
1864. Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter.
1864. Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung. (Assimilation im Chlorophyll.
1864. Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen.
1864. Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittelung der Laubblätter.
1871. Längenwachsthum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter sich aufwärts krümmender Sprosse.
1871. Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums der Internodien (selbst registrirendes Auxanometer).
1871. Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch feuchte Körper (Hydrotropismus).

1873. Das Welken abgeschnittener Sprosse (Auszug).
1873. Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln (I.).
1873. Die mechanischen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile.
1873. Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel.
1874. Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln (II.).
1876. Emulsionsfiguren und Gruppirung der Schwärmsporen im Wasser.
1877 und **1878**. Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms in transpirirenden Pflanzen.
1878. Orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile.
1877 und **1879**. Ueber die Porosität des Holzes.
1878. Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen (Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung der Zellwände).
1879. Zellenanordnung und Wachsthum.
1878. Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsthums (Theorie des Klinostaten).
1880. Stoff und Form der Pflanzenorgane (causale Beziehungen vegetabilischer Gestaltung).
1882. Stoff und Form der Pflanzenorgane (Fortsetzung).
1882. Kontinuität der embryonalen Substanz.
1883 und **1886**. Die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung.
1884. Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter.
1888. Erfahrungen über die Behandlung chlorotischer Gartenpflanzen.
1892. Energiden und Zellen.

Register.

A.

Abgeschnittene Blätter, betreffs der Stärke-Entleerung 366.
Abgeschnittene Sprosse untauglich zur Bestimmung des Transspirationsstroms 492.
Abgeschnittene Theile u. Regeneration 1207.
Abies, chlorotisch 408.
Abies pectinata als Beobachtungsobjekt für Saftsteigen im Holz 511.
Abies pectinata, Filtration durch Holz 520.
Absidia 1001.
Absorption des Eisens in der Erde 398.
Achse 1121.
Adventive Sprossungen 1125, 1225.
„ „ an älteren Organen 1226.
Aecidium elatinum (Organbildung) 1223.
Agave, Wachsthum 750, 756, 763, 768.
Akropetales Ende und Organbildung 1218.
Aleuronkörner von Ricinus 560.
Alkohol bei Jodprobe 357.
Allium Cepa, Keimung 644.
Ammoniak und Reizbarkeit 109.
Amygdalus (Keimung) 567.
Amylum im Chlorophyll 332, 344, 346.
Anisotropie 1004, 1054.
„ Wesen derselben 1060.
„ und Lebensweise 1061.
Anordnung der Zellen 1067.
Anschwellungen an befeuchteten Wurzelspitzen 800.
Anthurium, Knospe aus Wurzelspitze 1175.
Antikline Zellwände 1076, 1080.
Antirrhinum, Blüthen im Finstern 246.
Antitrope Organe 1004, 1013.
Aphiden (und Organbildung) 1223.
Apsidia (Geotropismus) 1001.
Arabis (Organbildung durch Aphiden) 1223.
Aristolochia Sipho (Holz) 1133.
Asche in Knospen 611.
„ in Zellwänden 611.
Aschengehalt der Blätter am Morgen und Abend 385.
Asphixie nach Dutrochet 107.
Aspidium falcatum, apogam 1175.
Assimilation 311, 315, 345, 350, 352.
„ in blauem Licht 289.
„ pro Stunde 382.
„ bei trübem Wetter 361.
„ und Blüthenbildung 225.
„ u. Wellenlänge des Lichts 291.
Athmung zerstört Stärke in den Blättern 368, 370.
Athmung und Chlorose 392.
Auflösung der Stärke im Chlorophyll 352, 360, 369.
Auflösung der Stärke bei Sonnenlicht 367.
Aufwärtskrümmung der Stengel 963.
Ausgangspunkt der Gestaltung 1124.
Auswanderung des Chlorophylls aus Blättern im Herbst 325.
Auswanderung der Stärke aus den Blättern bei Nacht 373.
Auxanometer 691.

B.

Bakterien 114.
Baustoffe bei dem Wachsthum 555.

Befruchtungsstoff (Quantum) 1129.
Begonia 350.
Begonia (Blüthenbildung an Laubblättern) 1170.
Berberis, reizbare Staubfäden 109.
Bewegung des Wassers im Holz durch Temperaturänderung 448.
Bewegung, Theoretisches darüber 511.
„ der Wurzelspitze 819.
Biegsamkeit der Wurzeln 781.
Biegung durch Erschütterung 920.
Biegungselasticität wachsender Internodien 917.
Bilaterale Organe 1005, 1024.
Bildungscentrum 1121.
Bildungsstoffe 1163.
Biologie und Anisotropie 1061.
Blasenzählen bei Sauerstoffabscheidung 275.
Blätter, etiolirte 196.
„ als Ernährungsorgane 354.
„ in der Nacht 371.
„ am Morgen und Abend 385.
Blattfläche betreffs Stärkebildung 383.
Blattkrümmungen im Finstern 106.
Blattrippen und Mesophyll 380.
Bluten des Holzes im Winter 455, 460, 464.
Blüthen im Finstern 207, 226, 229, 234, 240.
Blüthenbewegung (periodische) 108.
Blüthenbildende Stoffe 217, 230.
Blüthenbildung an Laubblättern von Begonia 1170.
„ an etiolirten Sprossen 1169, 1179.
„ im ultravioletten Licht 294.
Bocconia, chlorotisch 410.
Bodenwasser, chemisch und physikalisch 417.
„ und Transspiration 441.
Boussignault's Gesetz der Temperaturmittel 78, 592.
Brassica (Blätter im Finstern) 106.
Brechungen der Zellwände 1077.
Brotwürfel auf Klinostat 997.
Bryonia, Wachsthum 769.
Buxbaumia-Sporogonium und Licht 189.

C.

Castanea, chlorotisch 405.
Casuarina (Holz) 1134.
Causalverhältniss von Wachsthum und Zelltheilung 1137.
Celastrus, chlorotisch 406.
Centrifugalkraft (Nebenwurzeln) 887.
„ bei Marchantia 1023.
Ceratopteris (Blatt-Scheitelzelle) 1117.
Chara, Protoplasma 183.
Chara crinita, parthenogenetisch 1175.
Cheiranthus, Blüthen im Finstern 242.
Chemische Vorgänge bei der Organbildung 1165.
Chinin 173.
Chininlösung und Blüthenbildung 293.
Chlamidomonas, Emulsionsfiguren 161.
Chlorophyll 313, 317.
„ im Finstern 193, 237, 346.
„ der Farne im Finstern 345.
„ der Gymnospermen 139.
„ -Grundmasse 654.
„ und Durchleuchtung 175.
„ und Temperatur 139.
Chlorophyllfreie Pflanzen 224.
Chlorophyllkörner, die wahren Organe der Assimilation 556.
Chlorophyll-Lösung hinter farbig. Licht 273.
Chlorose, erzeugt durch rasches Wachsthum 394.
Chlorotische Gartenpflanzen 388.
Chromsaures Kali 267.
Coaxiale Zellwandnetze 1088, 1101.
Coeloblasten 1138.
Confocale Kurven 1086.
Coniferenkeime ergrünen im Finstern 144.
Construction von Zellwandnetzen durch orthogonale Trajektorien 1085.
Continuität der embryonalen Substanz 1230.
Coprinus (geotropisch) 1002.
Coprinus stercorarius, wiederholte Hutbildung 1171.
Cordyline, umgekehrt wachsend 1187.
Cucurbita im Finstern 218, 252.
„ Keimung 569.
„ Plagiotropismus 1051.
„ Wachsthum 769.
„ Verwandlung der Wurzeln in Knollen 1173.
Cucurbita und Stärkebildung 376.
Cynara, Blüthenstoffe 1171.

D.

Dasylirium, Wachsthum 769.
Dattelkern 632.
De Candolle's Gesetz der Vegetationstemperaturen 79.

Dehnbarkeit wachsender Theile 915.
Diaphanoskop 169.
Dickenwachsthum des Holzes 1129.
Dignität, morphologische 1183.
Dioscorea (Knollen und Organbildung) 1220.
Diosmose bei erfrorenen Zellen 21.
„ durch hohe Temperatur getödteter Zellen 133.
Disposition, innere, durch Schwerkraft 1184.
Dorsiventrale Mooskapsel 189.
„ Organe 1005.
„ Organe sind plagiotrop 1056.
„ Organe gerollt 1028.
„ Organe, Ursachen 1058.
„ Pilze, Flechten 1031.
Draper'sche Kurve 291.
Druck bei Transspirationstrom 468.
Dunkelstarre, Einfluss der Temperatur 97.
„ im Schatten 161.
„ Stellung der Blätter 99, 106.
„ von Acacia loph. 104.
„ der Mimose 92, 98.
„ bei Oxalis und Trifolium 106.
Durchleuchtung 167.

E.

Ei (= Energide) 1153.
Eigenwinkel der Nebenwurzeln 879.
Eisen in Erde 393.
Eisen, nöthig zur Chlorophyllbildung 391.
Eisenvitriol als Düngemittel 399.
Eiskrystalle auf Erde 36.
„ auf Filtrirpapier 37.
„ auf Pflanzengewebe 3.
Eiweiss, gefroren 44.
„ im Endosperm der Dattel 635.
„ bei der Streckung 636.
„ bei Keimung von Allium Cepa 654.
Eiweiss-Krystalle (im Aleuron) 560.
Eiweiss-Stoffe, Wanderung durch Gewebe 320.
Eizelle (Ursprung im embryonalen Gewebe) 1230.
Elasticität der Wurzeln 781.
„ wachsender Internodien 915.
Elliptische Zellwandnetze 1086.
Embryonales Gewebe 1067.
Embryonale Substanz 1226.
„ „ (ihre Dauer) 1231.
Emulsionsfiguren 145.
Ende der Keimung 587.
Endosperm der Dattel 631, 640.
„ der Gräser 621, 624.
„ von Ricinus 559.
Energiden 1150, 1154.
Energie (und Substanz) 1204.
Energie (specifische) 1061.
Entfaltung der Sprosse im Licht 191.
Entfernung der Blüthen von den Laubblättern 241.
Entleerung der Blätter im Herbst 324.
„ abgeschnittener Blätter in der Nacht 365.
Epheu, Divergenz der Blätter 1041.
„ Plagiotropismus 1041.
Epinastie der Marchantia 1015, 1016.
„ der Nebenwurzeln 897.
Epithel des Scutellums der Gräser 619, 621.
Erde, begünstigt das Wurzelwachsthum 799.
Erfrieren 20, 24.
„ über 0° 41.
Ergrünen 137, 337, 594.
„ der Farne im Finstern 200.
Ernährung der Blüthen 232.
Etiolement, Begriff 194.
„ von Phaseolus 593.
Etiolirte Blätter, Ergrünen 139.
„ Chlorophyllkörner 333.
„ Marchantia 1014.
Euglena (Emulsionsfiguren) 160.
Extraktion des Chlorophyllfarbstoffs 356.

F.

Faba, Wachsthum 780.
Fächerung durch Zellwände 1138.
Fagus (Keim enthält Stärke und Fett) 558.
Färbende Salze (im Holz) 480, 482.
Farbiges Licht 261.
„ „ bei Emulsionsfiguren 161.
Farbstoffe des Chlorophylls 345.
Farbstoffe im aufsteigenden Saftstrom 480.
Färbung der Blüthen im Finstern 210.
Farne, Blätter im Finstern 200.
Fasciation 597.
Fehlerquellen am Auxanometer 697.
Fett bei Keimung von Allium Cepa 655.
Fett im Dattelkern 634.
Fett aus Stärke 558.
Fett in Stärke verwandelt 656.
Fetthaltige Samen 558.

Feuchtigkeit der Luft betreffs des Wachsthums 682.
Filtration des Wassers durch Holz 512, 515, 516, 517 (Anm.).
Filtrationsapparat für Holz 518.
Filtrationsfähigkeit erfrorener Gewebe 26.
Fissidens plagiotrop 1034.
Flächeneinheit der Blätter, statt Gewichtseinheit 387.
Flächenraum der Holzwände von Abies pect. in 100 ccm 551.
Fliesspapier-Streifen in Farbstofflösungen eintauchend 482.
Formel für Wachsthum von Harting 761.
Fortführung der Stärke aus Blättern 369.
„ bei Licht und hoher Temperatur 369.
Fourcroya gigantea, tägliches Wachsthum 751.
Fucus (Scheitelzelle) 1110.
Funaria, plagiotrop 1035.
Furchungskugeln (= Energiden) 1153.

G.

Gartenerde und Eisen 398.
Gasabscheidung unter farbigem Licht 274.
Gefässbündel als Leitungsorgane 320.
Gefässluft (negativer Druck) 493.
Gefrieren und Erfrieren 24.
Gefrieren der Salzlösungen 44.
Gefrieren der Zellsäfte 47.
Gelbe Blätter 137, 347.
Gelbe Körnchen in entleerten Blättern 325.
Gemmules (Darwin's) 1204,
Geotropischer Grenzwinkel der Nebenwurzeln 897.
Geotropismus Begriff 1014.
„ Form der Krümmung 843, 965, 967.
„ aufrechter Stengel 961.
„ der Internodien 915.
„ Form der geotropischen Krümmung der Nebenwurzeln 889.
Geotropismus der Wurzeln 828, 836, 876.
„ schiefer und aufrechter Wurzeln 848.
Gerbstoff 605, 612.
„ des Dattelkeims 638.
Gespaltene Sprosse geotropisch 970.
Gewebespannung 747, 825, 929.
Gewicht der assimilirten Stärke 372.
Gewicht, gehoben durch geotropische Wurzel 839.
Gewichtsveränderungen des Holzes bei Temperaturveränderung 449.
Gipfel orthotrop, Aeste plagiotrop 1060.
Gitterzellen (Siebröhren) 320.
Graphische Darstellung der Zuwachse 705.
Grasknoten (geotropisch) 956.
Grenze der Lebensbedingungen 111.
„ des Wachsthums im Finstern 221.
Grenzwinkel (geotropischer der Nebenwurzeln) 898, 902.
Grosse Periode der Wurzel-Querzonen 815.
Grundlagen der Imbibitionstheorie 524.
Gyps, als capillarer Körper 542.

H.

Haematococcus (Emulsionsfiguren) 158.
Hedera, Plagiotropismus 1036.
Helianthus (Stärkebildung) 376, 378.
„ Keimung 563.
Heliotropismus in farbigem Licht 290.
„ (Begriff, Intensität) 1014.
„ (specifischer) 1019.
„ Wesen desselben 1019, 1063, 1198.
Heliotropismus als Reizerscheinung, Priorität 1063.
Helldunkel, Wirkung auf Chlorophyll 346.
Helligkeit des Lichts, nicht Ursache der Assimilation 291.
Herbstliche Entleerung der Blätter 326.
Historisches über tägliche Wachsthumsänderungen 749.
Hohlräume im Holz 533, 536.
Höhnels Versuch (Deutung desselben) 495.
Holz verschieden von anderen Geweben 534.
Holz, Wassergehalt bei verschiedenen Temperaturen 449.
Holz bei Temperaturänderung 539.
Holzringe und Markstrahlen 1129.
Hopfen, Wachsthum 757.
Humulus, Wachsthum 757.
Hydrotropismus der Wurzeln 971.
Hygroskopicität (Begriff) 523.
„ des Bodens und Transpiration 443.
Hyperbolische Zellwandnetze 1085, 1091.

Hypokotyle Stengelglieder im Finstern 200, 206.
Hypophyse 1093.

I.

Imbibirtes Wasser ist Wasserdampf oder Wassergas 526 (Anm. 3).
Imbibirtes Wasser (bei dem Gefrieren) 44.
Imbibiton (Begriff) 523, 526.
Impatiens (Keimung) 569.
Induktions-Strom und Reizbarkeit 109.
Internodien im Finstern 227.
Ipomaea, Blüthen im Finstern 234, 247.
Isoëtes, Brutknospen statt Sporangien 1174.
Isopolar (Brutknospen von Marchantia) 1008.

J.

Jahresringe des Holzes 1129, 1132.
Jodprobe 355, 358, 360.

K.

Kältestarre 85.
„ des Protoplasmas 128, 132.
Kapillarität (und Quellung) 524.
Kappenbildung (am Veget.-Punkt) 1101, 1145.
Kartoffelknollen, oberirdisch 1171.
Kartoffeltriebe und Licht 199, 202.
Keimböden für Hydrotropismus 977.
Keimchen (Darwin's) 1203.
Keimplasma 1231.
Keimung von Allium Cepa 644.
„ Anfang derselben 600.
„ der Dattel 630.
„ Ende derselben 614.
„ der Gräser 618.
„ ölhaltiger Samen 557, 572.
„ der Schminkbohne 574.
Keimungsapparat 52.
Keimungsgeschichten 557.
Keimungstemperatur 49.
Kleister (undurchlässig für Wasser) 535.
Klettern des Epheus 1047.
Klinostat 777, 997.
Knollen von Thladiantha 1216.
Koaxiale Zellwandnetze 1088.
Kohlenoxyd und Reizbarkeit 109.
Kohlensäure und Reizbarkeit 109.
Kohlensäurefreie Luft (Verschwinden der Stärke aus Blättern) 367.
Kohlenstoff der Pflanze 391.
Konfokale Kurven 1086.
Kontinuität der embryonalen Substanz 1230.
Konzentration der Lithiumlösung 501.
Koprinus (geotropisch) 1002.
Kotyledonen (mehr als zwei) 575.
„ (Funktion derselben) 596.
Kraft der Bewegung der Wurzelspitze 819.
Krankheit durch Chlorose 390.
Krümmung einseitig gedrückter Wurzeln 827.
Krümmung einseitig benetzter Wurzeln 786.
„ geotropische der Wurzeln 780, 828, 836.
Krümmung gespaltener Sprosse 969.
Krystalle (Eis) bei dem Gefrieren von Pflanzen 6, 45.
Krystalle (Wesen derselben) 1161.
Krystalle von Calciumoxalat 606, 613.
Krystallwasser 526.
Kupferoxyd-Ammoniak 267.
Kurve (grosse) des Wachsthums 680.
Kurven der Zuwachse 705.

L.

Labiaten, Wurzelbildung 1172.
Laminaria (Quellung) 525.
„ Leitung des Wassers 535.
Länge der wachsenden Region der Wurzeln 805.
Länge der Gewebestreifen bei Aufwärtskrümmung der Stengel 955, 962.
Längenwachsthum der Sprosse als Ursache der Chlorose 396.
Langsames Wachsthum schützt vor Chlorose 395.
Laubblätter im Finstern 227.
Laubmoose plagiotrop und orthotrop 1034.
Lebenseinheit 1183.
Lebermoose, plagiotrop 1057.
Leitung assimilirter Stoffe 320.
Leontodon (periodische Blüthenbewegung) 108.
Licht, Ursache der Stärkebildung 344.
Licht im Walde 168, 178.
Licht und Gewebespannung 747.
Lichtreiz bei periodisch bewegten Blättern 100.
Lichtrichtung bei Organbildung 1197, 1199.
Lichtwellen-Länge betreffs der Assimilation 291.
Lichtwirkung bei der Bildung der specifischen Blüthenstoffe 1169.

Lichtwirkung bei Längenwachsthum 686, 746.
Lichtwirkung auf Mooskapsel 189.
Lichtwirkungen 165.
Lithium (bei aufsteigendem Saftstrom) 480, 486.
Lithium aus Blattflächen austretend 491.
Lösungsprodukt der Stärke 365, 557.
Lücke im Konstruktions-System des Vegetations-Punktes (Scheitelzelle) 1109.
Luft (verdünnte in Gefässen) 482, 497, 511.
Luft im Holz 543.
Luft in capillaren Körpern 543.
Luftblasen in Eiskrystallen 5.
Luftblasen im Holz 536, 537, 540, 545.
Luftvolumen in porösen Körpern 543.
Luftwege (sehr enge) im Holz 544.
Luftwurzeln (Wachsthum) 872—876.
Lycopodium, Sprosse statt Blättern 1176.

M.

Magnolia (chlorotisch) 405.
Mahonia (Staubfäden reizbar) 109.
Marattia (Scheitelzellen) 1111.
Marchantia, Anisotropie derselben 1007.
„ Brutknospen statt Archegonien 1174.
Marchantia und Licht 190, 233, 1197.
Markstrahlen-Verlauf 1127.
Markzellen bei Gewebespannung 939.
Materielle Verschiedenheit der Organe 1163, 1166.
Materielle Verschiedenheit im embryonalen Gewebe 1164.
Maxima der Keimungstemperatur 68, 72.
Mechanische Eigenschaften wachsender Theile 915.
Mechaniche Tödtung des Protoplasma 136.
Metamorphose 1174.
Mikrochemische Methoden 556.
Mikrochemisches 319.
Minima der Keimungstemperatur 68, 72.
Monstera (Luftwurzeln) 872.
Monstrositäten 1174.
Mooskapsel und Licht 189.
Morphologie (Begriff) 1159.
„ und Anisotropie 1061.
Morphologische Kraft Darwin's 1207.
Mucor am Klinostat 999.
Mycelium (geotropisch) 999.

N.

Nächtliche Entleerung der Blätter 353.
Nacht-Temperatur und Auswanderung der Stärke aus Blättern 384.
Nachwirkung bei geotrop. Krümmung 964.
„ bei Organbildung 1221.
Nährstofflösung und Eisen 392.
Nebenwurzeln (Eigenwinkel) 879.
Nebenwurzeln, Geotropismus 976, 881, 885.
Nebenwurzeln I. Ordnung, Wachsthum 864.
„ „ „ „ in feuchter Luft 868.
Nebenwurzeln II. Ordnung 902, 909.
„ bei Wirkung der Centrifugalkraft 887.
Nebenwurzeln II. Ordnung haben keinen Geotropismus 911.
„ II. Ordnung, Geotropismus 910.
Neottia, Knospe aus Wurzelspitze 1175.
Neubildung von Organen (an abgeschnittenen Stücken) 1205.
Neubildungen und Licht 179, 187, 226.
„ im Finstern 236.
Nichtcelluläre Pflanzen 1138.
Nucleïn 1228.
Nullpunkte der Wachsthumstemperatur 66.
Nutation an Keimpflanzen 790.

O.

Oberseite und Unterseite bei der geotrop. Krümmung der Wurzel 850.
Oel, farbiges (Emulsionsfiguren) 148.
Oelhaltige Samen (Keimung und Stärkebildung) 557.
Optimum der Temperatur 61, 82.
„ des Wachsthums 682.
Opuntia (Organbildung) 1210.
Organbildende Stoffe (specifische Bildungsstoffe) 1167.
Organbildung 1180.
Organische Pflanzenstoffe 392.
Organisirte Substanz 124.
Orthotrop und Plagiotrop 1033.
Orthotrope Organe 1004.
„ Organe in Querscheiben zerlegt 1033.
Orthotropismus (Wesen desselben) 1024, 1033.
Oscillarien 113.

Ovulartheorie 1179.
Oxalis, periodische Bewegung 105.
„ Wachsthum im Schatten 106.

P.

Pangenesis (Darwin's) 1201, 1203.
Papaver (im Finstern) 219.
Parabolische Zellwandnetze 1085.
Parenchym als Leitungsgewebe 320.
Parthenogenesis 1175.
Partialzuwachse der Hauptwurzeln 779, 809.
„ der Internodien 963.
„ der Nebenwurzeln 869.
Peltigera, plagiotrop und orthotrop 1026.
Perikline Zellwände 1076, 1079.
Periode (des Wachsthums) 61, 680, 741.
Periodische Bewegung der Mimose 102.
„ „ „ Acacia loph. 102.
Periodischer Wechsel der Gewebespannung 747.
Periodisches Aufblühen im Finstern 256.
Permeabilität (erfrorener Pflanzentheile) 20.
„ (durch hohe Temperatur getödteter Gewebe) 135.
Petunia (Blüthe im Finstern) 248.
Phaseolus (Keimung) 575.
Phaseolus, Blüthen im Finstern 243.
Philodendron (Luftwurzeln) 874.
Photographisches Papier verglichen mit Pflanze 286.
Photographisches Papier hinter Chininlösung 296.
Phycomyces (geotropisch) 999.
Pilze 224.
Pinus, mit Lithium behandelt 541.
Plagiotrope Organe 1004, 1013, 1024.
Plagiotropismus (Wesen desselben) 1033.
Platonische Ideen 1160.
Platycerium, Knospe aus Wurzelspitze 1175.
Plumula der Bohne 597.
Polarisirte Emulsionsfiguren 151, 156.
Pollensäcke 1146.
Pollenzellen (Ursprung im embryonalen Gewebe) 1230.
Poröse Körper und Kapillarität 525, 543.
Porosität des Holzes 511.
Prädisposition 1185, 1214.
Primordialblätter der Bohne 580.
Produzirendes Gewebe 577.
Prothallien, apogame 1175.
Prothallien und Licht 190, 233, 1198.
Prothallien und Plagiotropismus 1034.
„ „ Zellwandnetze 1147.
Protoplasmabildner 643.
Protoplasmaströmung und Licht 183.
Protoplast 1153.
Prunus (Keimung) 568.

Q.

Quadranten (in Embryonen) 1089.
Quantum der an einem Tage assimilirten Stärke 382.
Quecksilber in Tannenholz 514.
„ Wachsthum der Wurzel darin 820, 841.
Quellung (der Zellwand) 523.
Quellung von Laminaria 535.
Quellungserscheinungen an Hölzern 446.
Quellungsmaximum der Holzwände 529, 532.
Quercus, chlorotisch 403.
Querleitung des Wassers im Stamm 490.
Querscheibe orthotropen Organs 1033.
Querschnitt des wasserleitenden Gewebes 479.
Querschnitt und Bildungscentrum 1122.

R.

Radiale Zellwände 1076, 1080.
Radiärer Bau und Orthotropismus 1056.
Randzellen 1109, 1119, 1120.
Rasches Wachsthum erzeugt Chlorose 394.
Rechtwinklige Schneidung der Markstrahlen und der Jahresringe 1130.
Recipienten für angekoppelte Pflanzen am Auxanometer 704.
Regeneration 1179, 1205.
„ an Knollen von Dioscorea 1221.
Reizbarkeit der Mimose 100.
„ „ Staubfäden von Berberis 109.
Reservestoffbehälter (und organbildende Stoffe) 1209.
Retardation der Verdunstung durch Salze im Boden 420.
Rheum (Stärkebildung) 378.
Richtung der Schwere gegen geotropische Wurzelspitze 844.
Ricinus (Keimung) 559.
Rinde leitet das Wasser schlecht 534.
Risse im Holz, Verlauf derselben 1129.
Robinia (im Vacuum starr) 108.
„ chlorotisch 40.

Rollenförmige Organe (gleichen den radiären) 1025.
Rosenblätter im Finstern 106.

S.

Salze im Boden 417.
Salzlösung, verglichen mit Imbibition 524, 526.
Samenbildung im Finstern 185.
Samenknospen (Kappenbildung, koaxiale Zellennetze) 1145.
Samenknospen, morphologische Natur derselben 1177.
Sättigungskapacität der Holzzellwand für Wasser 527, 530.
Sauerstoffabscheidung bei niederer Temperatur 363.
Sauerstoffabscheidung im farbigen Licht 274.
„ und Stärkebildung 363.
Saugorgan des Dattelkeims 638.
Scheitel 1121, 1124.
Scheitel und Basis 1182.
Scheitelzelle (Wesen derselben) 1111, 1112.
Scheitel-Zellgruppe 1105, 1147, 1148.
Schlaffheit der getrennten Gewebe 940.
Schleim (undurchlässig für Wasser) 535.
Schlingpflanzen, etiolirt 203, 232.
„ chlorotisch 411.
Schnittfläche (und Regeneration) 1206.
Schönbeins Versuch mit Farbstofflösungen 485.
Schwärmsporen, Emulsionsfiguren 145, 163.
Schwebesprosse des Epheus 1040, 1042.
Schwefelsäure als Reagenz auf Zellhäute 612.
Schwefelsaures Natron (Krystalle u. Wasser) 1229.
Schwerer- und Leichterwerden des Holzes 538.
Schwerkraft und Organbildung 1186, 1191, 1195, 1206.
Scutellum der Gräser 618.
Segmente der Scheitelzelle 1147.
Selaginella, Sprosse statt Wurzeln 1176.
Sexualorgane, stoffliche Natur 1177, 1178.
Siphoneen 1138.
Somatische Gewebe (und Organe) 1231.
Sonchus, periodische Blüthenbewegung 108.
Spaltöffnungen und Licht 184.
„ bei Keimung 608.
Spannung der Gewebe in Wurzelspitze 825.
Spannung der Gewebeschichten (Internodien) 929, 932.
Spannungslose Organe 937.
Specifisches Gewicht der Holzzellwand 546.
„ „ in Salzlösungen bestimmt 549.
Spektroskop 172.
Spektrum, dreierlei Wirkungen auf Pflanzen 308.
Sphacelarien (Scheitelzelle) 1138.
Sphaerometer am Auxanometer 697 (Anm.).
Spiraea, chlorotisch 404.
Spitze und Basis 1207.
Sporen, höchste Temperatur 164.
Sprossbildende Stoffe 1208.
Sprossvegetationspunkte (bei Opuntia) 1213.
Stärke im Chlorophyll 313.
„ bei Keimung der Dattel 636.
„ „ „ ölhaltiger Samen 557.
„ aus Oel (Fett) 558.
Stärkebildung durch Assimilation 350, 352, 357.
Stärkebildung aus Oel 558, 560.
Stärke-Entstehung 313, 333.
Stärkekleister (gefroren) 37.
Stärkekörner, Auflösung 602, 610, 623.
Stärkenachweisung im Chlorophyll 333.
Stärkequantum in Blättern 360.
Stärkeschicht (neben Gefässbündeln) 321, 609.
Stärkevertheilung bei Keimung 560.
Stärkewanderung 322.
Starrezustand betreffs Assimilation 364.
Starrezustände 84, 107.
„ durch Gase 109.
Stickstoff, Stickoxydul betreffs Reizbarkeit 109.
Stoff und Form 306, 1159.
Stossweise Aenderungen des Wachsthums 681.
Streckung und Licht 191.
Stündliche Wachsthumsänderungen 742.

T.

Tabellen der Zuwachse 706.
Tageslicht 179.
Tägliche und stündliche Aenderung des Wachsthums 677, 744.
Tagstellung und Nachtstellung bei Trifolium 105.
Tag und Nacht bei Algen 182.

Tag und Nacht bei Wachsthum 687, 744, 748.
Tannenholz 510, 515.
„ (in Anmerkung 514).
Taxus, Filtration durch Holz 519,
Temperatur bei Auxanometrie 703.
„ „ Auswanderung der Stärke in der Nacht 361.
Temperatur bei Emulsionsfiguren 151.
„ bei Etiolement 237.
„ des Ergrünens 137, 139.
„ der Keimung 588.
„ betreffs des Längenwachsthums 683.
Temperatur (Minimum des Ergrünens) 140.
Temperatur der verschiedenen Vegetationsphasen 74.
Temperatur und Assimilation 363.
Temperaturformeln 81.
Temperaturgrenze der Vegetation 111, 116.
Temperatur-Kurve des Wachsthums 291.
Temperatur-Mittel 79.
Temperaturwechsel und period. Blattbewegung 105.
Tetraëdrische Scheitelzelle 1116.
Thermometer und Pflanze 685.
Thier und Pflanze (betreffs Anisotropie) 1061.
Thladiantha 1215.
Todte Zellen 1152.
Tödtung durch hohe Temperatur 119, 135.
„ der Blätter bei Jodprobe 373.
Topf-Pflanzen, chlorotisch 412.
Torsion bei etiolirten Internodien 205.
Tradescantia (Protoplasma) 134.
Trajektorien (orthogonale) 1082, 1091.
Transitorische Stärke 322, 558.
Transspiration und Salze im Boden 418.
Transspirations-Strom (Weg im Holz) 474.
„ „ ist Wasserdampf in den Holzzellwänden bewegt 526.
Transversale Zellwände 1076, 1081.
Trifolium (Dunkelstarre) 104.
Triticum, Keimung 621.
Trockengewicht des Markes 941.
Trockenstarre 107.
Tropaeolum, plagiotrop 1049.
„ im Finstern 216, 238, 248, 351.
„ hinter Chininlösung 299, 307.
„Tropfenversuch“ 516 (Anm.), 522.
Tropismen 943.
Tropismen (verschiedene in Gleichgewichtslage) 1020.
Tüpfel, gehöfte (offen oder geschlossen) 513, 517.
Tüpfel im Schildchen der Gräser 622.
Turgor 595, 923, 925.
„ der Wurzeln 784.

U.

Ultraviolettes Licht und Blüthenbildung 292.
Umgekehrte Pflanzen 1212.
Unterirdische Organe betreffs Neubildung ohne Licht 179.
Unterseite bei geotropischer Krümmung 850.
Urania speciosa, tägliche Wachsthumsmessungen 754.
Urmeristem 1067.
„ wächst als Ganzes 1099.

V.

Vacuum, Wirkung auf Reizbarkeit 107, 108, 109.
Vegetationspunkt (Wesen desselben) 1121.
Vegetationspunkte, Zellenanordnung 1073.
„ (ihre Natur) 1224.
„ (ihre Struktur) 1103, 1143.
Vegetationstemperatur 73.
Verdünnte Luft im Holz 541, 544.
Vergeilen (Begriff) 192.
Vergilben im Finstern 346.
Vergrünung der Blüthen 1176.
Verkürzung der Wurzeln durch Verdunstung 784.
Verkürzung der konkaven Seite bei Geotropismus 958, 960, 964.
Veronica, Blüthen im Finstern 250.
Verschiebbarkeit des Imbibitionswassers im Holz 534.
Verschwinden des Chlorophylls im Herbst 325.
Victoria regia, Wachsthum 765.
Vitis, Wachsthum 769.
„ velutina (Luftwurzeln) 876.
Volumen der Chlorophyllkörner 346.
„ „ Holzwände 544.
„ „ Lufträume im Holz 549.
Volumenänderung (bei Trennung der Gewebe) 938.
Volumenzunahme bei Imbibition 527, 538.
Vorstossung der Wurzelspitze 817.

W.

Wachsthum (Begriff) 1140.
„ ohne Wasseraufnahme 969.
„ in farbigem Licht 287.
„ Vertheilung an Wurzelende 808.
„ beurtheilt aus Zellwandnetzen 1100.
Wachsthum der Chlorophyllkörner 346.
„ der Haupt- und Nebenwurzeln 773, 778.
Wachsthum der Internodien 962.
„ von Sprossen und Wurzeln 675.
„ und Baustoffe 558.
„ und Gewebespannung 747.
„ und geotropische Krümmung der Wurzeln 843.
Wachsthumsgeschwindigkeit 53, 394.
Wachsthumsrichtung 1144.
Wägung der assimilirten Stärke 374.
Wanderung der Stoffe 320, 342.
Wärmestarre 85.
„ des Protoplasmas 128.
„ im Wasser 129.
Wasser im Holz 448.
Wasser-Austritt bei Erwärmung des Holzes 449.
Wasserbewegung in Pflanzen 415, 450.
Wassergehalt des Holzes 465, 512.
Wasserkapacität der Holzwände 532.
Weisse Blätter 389.
Weizen, Keimung 621.
„ tägliches Wachsthum 753.
Welke Pflanzen im Alkohol 526.
Welken abgeschnittener Sprosse 468.
Wellenlänge des Lichts und Assimilation 291.
Wetter und Assimilation 363.
Winden (schlingender Internodien) im Finstern 232.
Wisteria, Wachsthum 769.
Wurzel-Ausschläge, chlorotische 396.
Wurzelbildende Stoffe (nach Duhamel) 1162.
„ Substanz 1215.
Wurzelbildung im Finstern 232.
„ der Bohne 585.
Wurzelfilz im Blumentopf 402.
Wurzeln, Erfrieren derselben 38.
„ gekappt und gespalten 821.
Wurzeln, hydrotropisch 974.
„ Länge der wachsenden Region 801.
„ in Lehm, Sand, Humus 436.
„ grosse Periode der Partialzuwachse 815.
Wurzeln, Wachsthum 773.
Wurzeln über Erde hervortretend 913.
Wurzelraum in Erde 399.
Wurzelstumpf saugt Wasser 469.
Wurzelvegetationspunkte (Zellenanordnung) 1106.

X.

Xanthium (Keimung) 567.

Y.

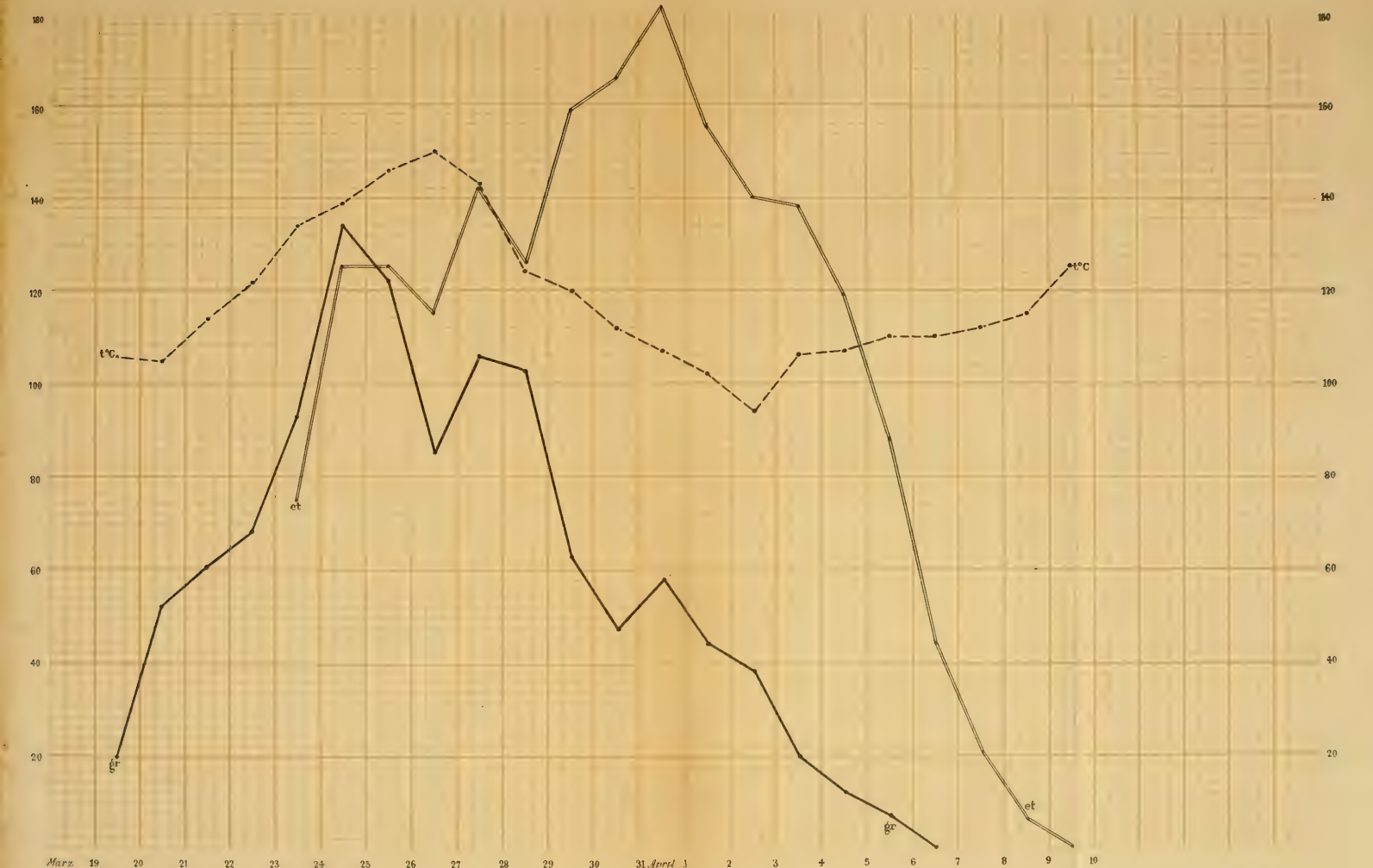
Yucca Rhizom wird Laubspross 1187.

Z.

Zea Mais, Keimung 626.
Zeiger am Faden 689.
„ „ Bogen 690.
Zellbildung und Wachsthum 1065.
Zelle (Begriff) 1152.
Zellenlänge des gekrümmten Wurzelendes 854.
Zellenleib 1153.
Zellkern und Energide 1150.
Zellkerne in Vegetationspunkten 1227.
Zellstoffbildner 643.
Zelltheilung (und Licht) 180.
Zellwandnetze und Wachsthum 1096, 1126, 1142.
Zinnoberemulsion, durch Holz filtrirt 521.
Zoospermien (Ursprung im embryonalen Gewebe) 1230.
Zoosporen (Emulsionsfiguren) 145, 159, 162.
Zucker 319, 322.
„ in Blättern 370.
„ aus Fett bei Allium Cepa 655.
„ bei Keimung der Gräser 624.
„ Vertheilung im Keim der Bohne, 605, 610.
Zuckerbildung in stärkehaltigen Samen 558.
Zuwachse (Messung am Auxanometer 697.
„ Vergrösserung durch das Auxanometer 700.
Zwiebel 319.

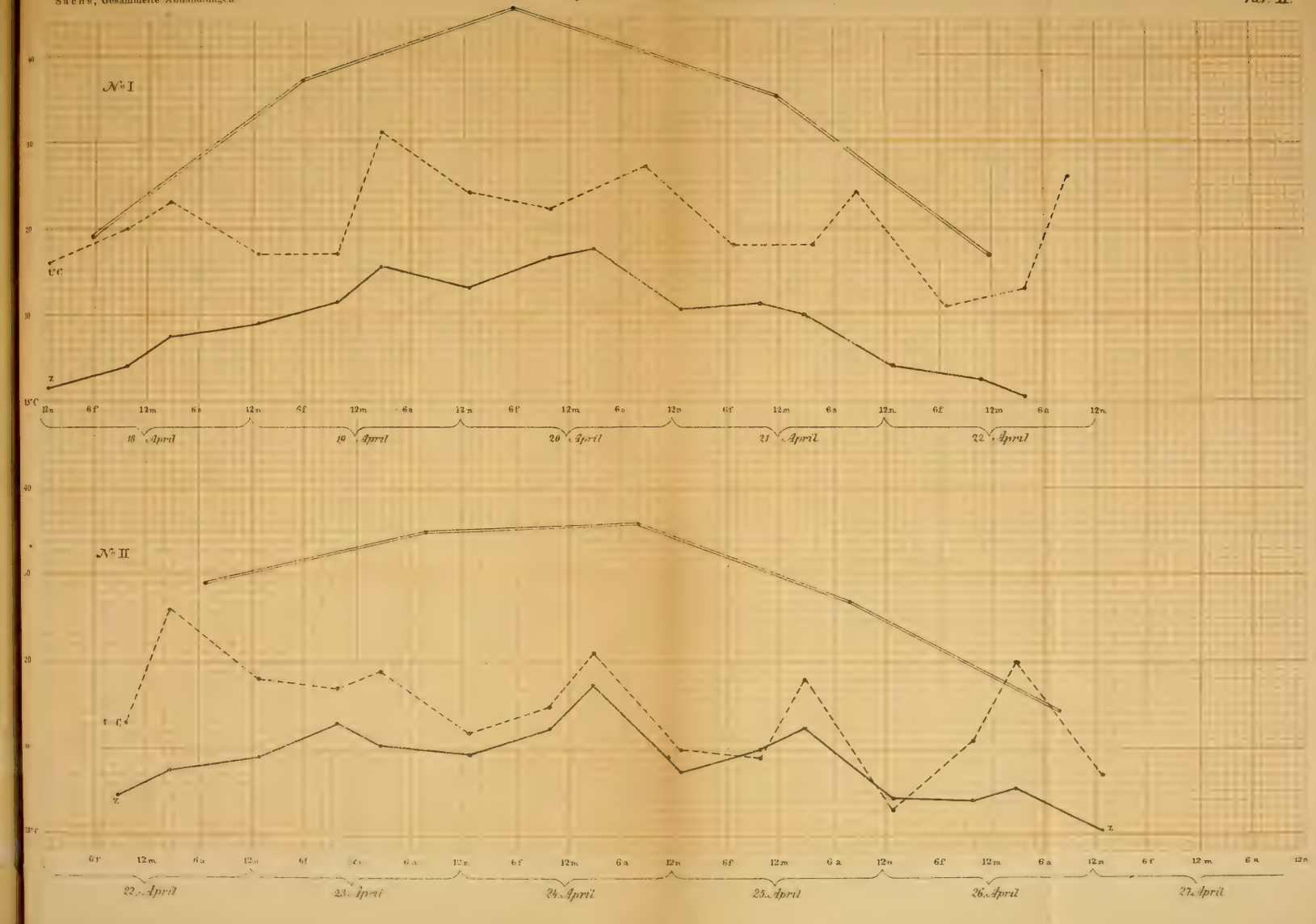
Fritillaria imperialis.

Grüne Pflanze im Licht, etiolirte Pfl. im Finstern.



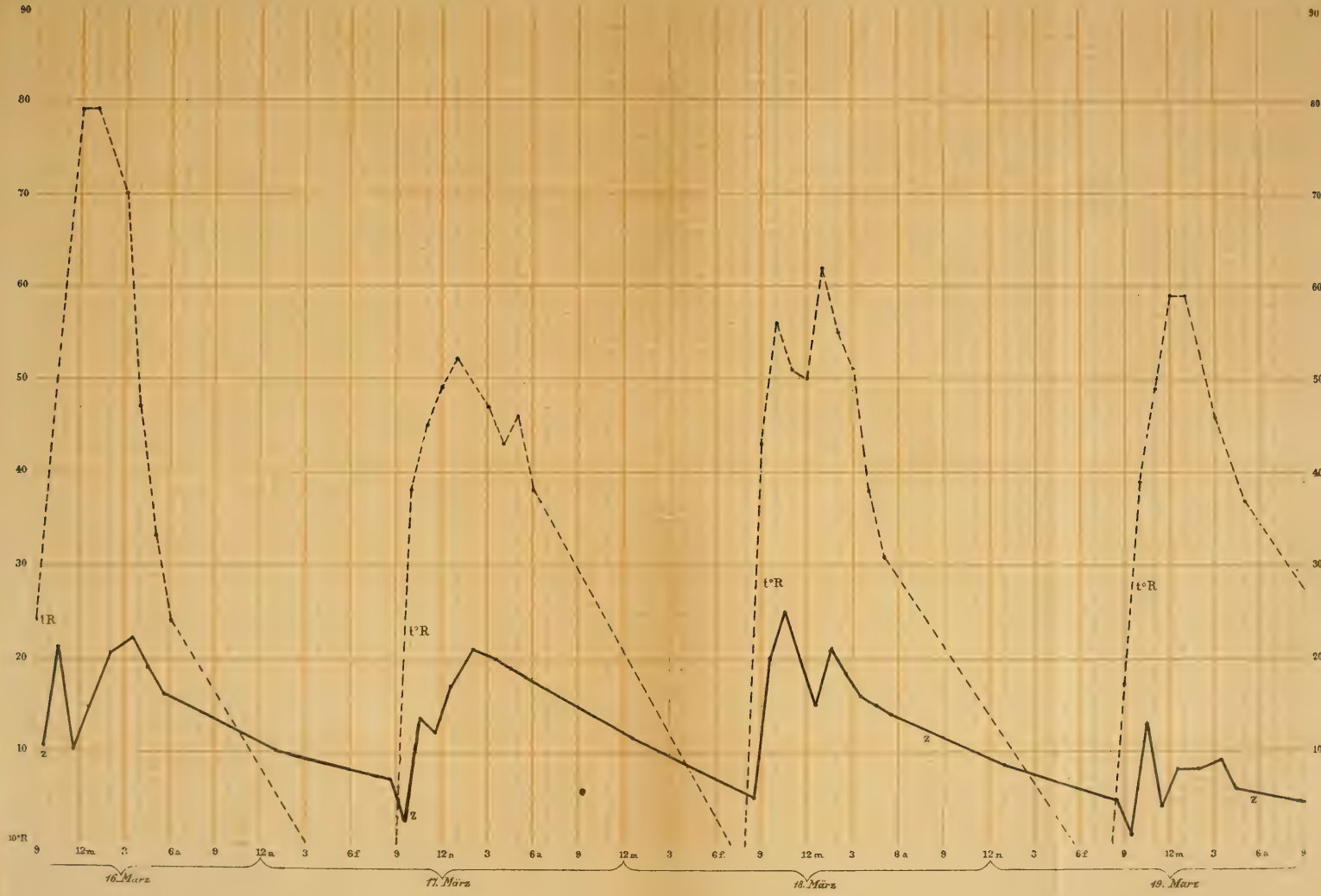
Hopfen.

Grüne Sprosse im Finstern Faden über Rolle.



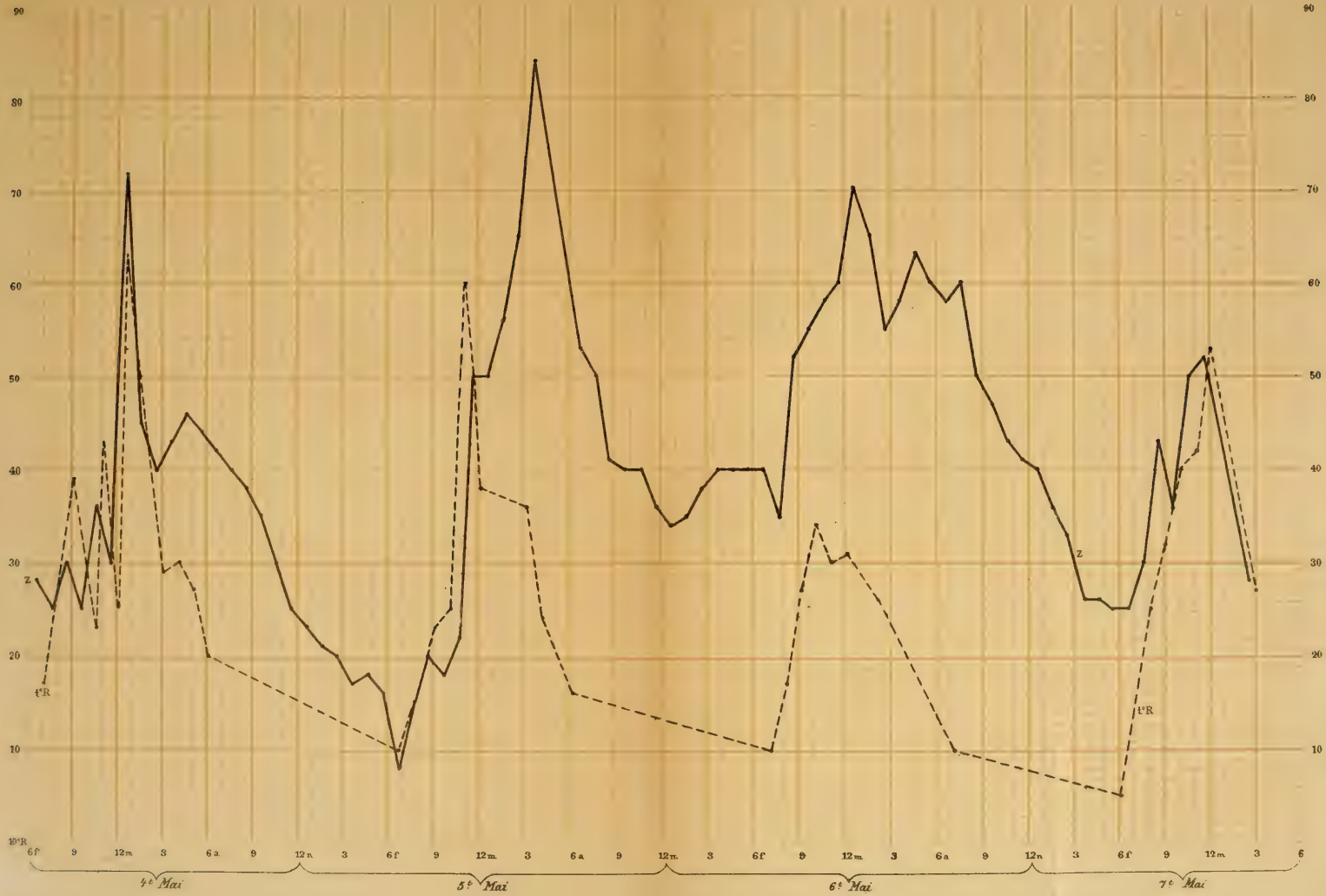
Fritillaria imperialis

Etiolirte Pflanze im Finstern.



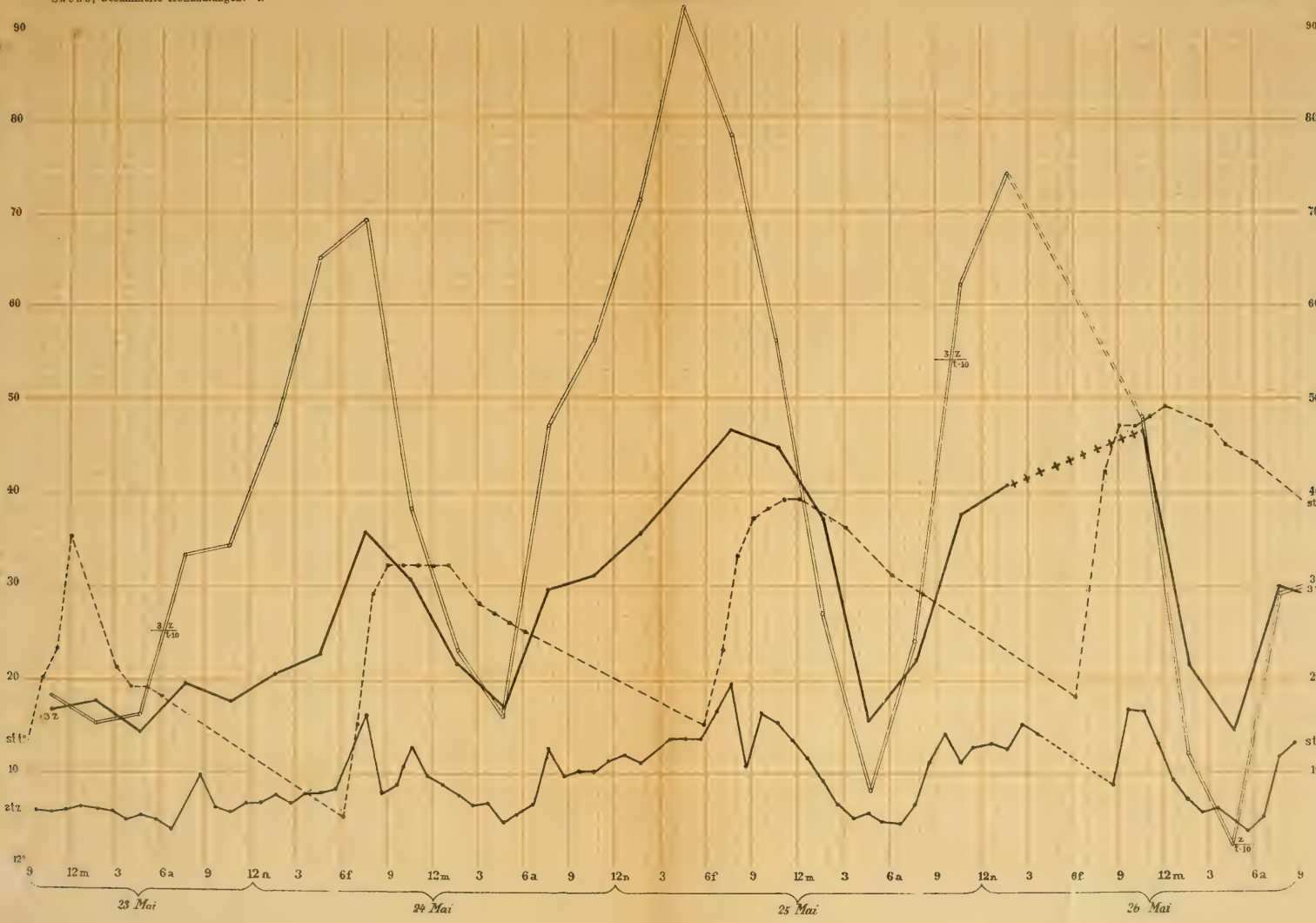
Dahlia variabilis

Etiolirte Pflanze im Finstern.



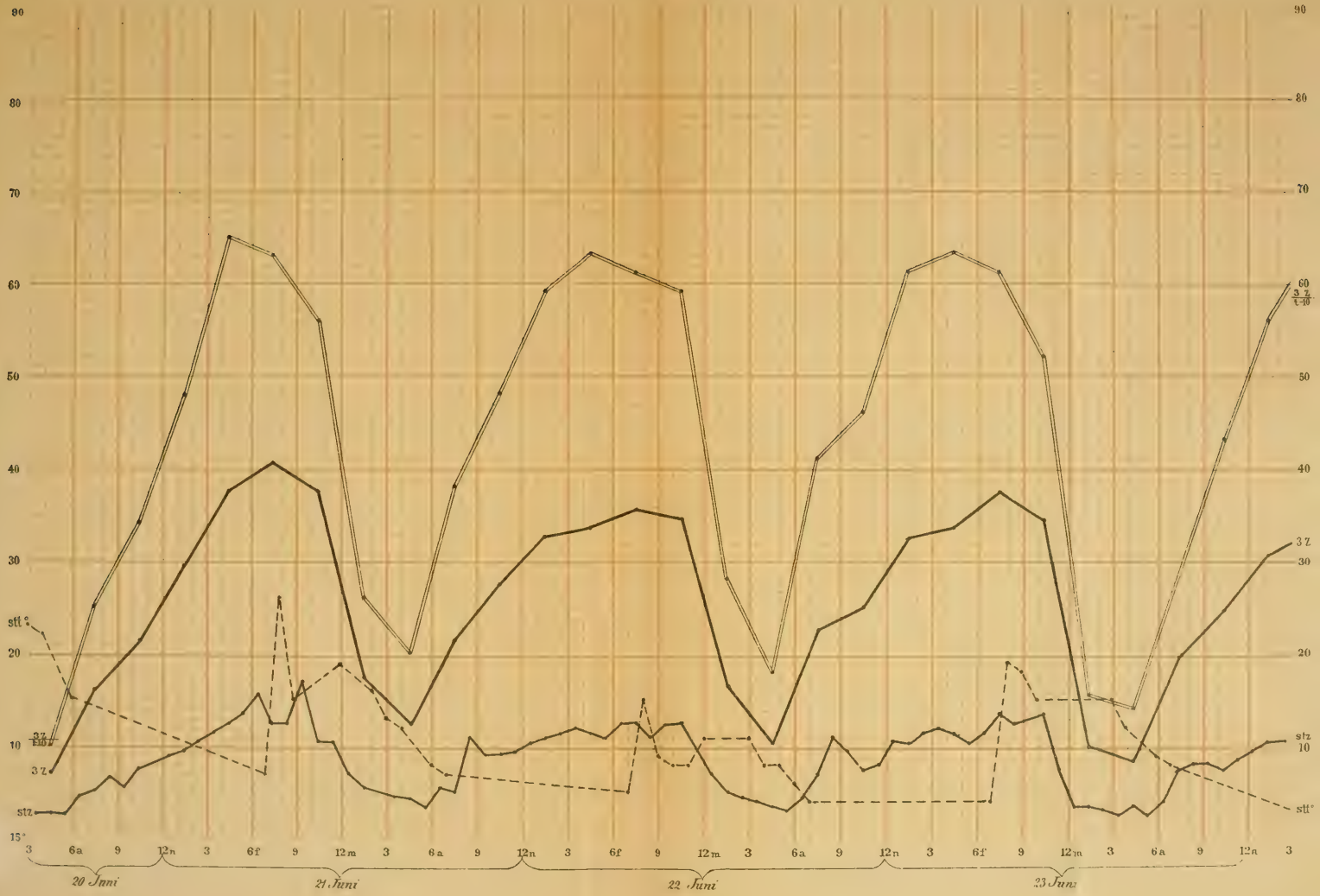
Dahlia variabilis.

Grüne Pflanze im Licht



Dahlia variabilis.

Grüne Pflanze im Licht



Loeb

Polemonium reptans

Grüne Pflanze im Licht.

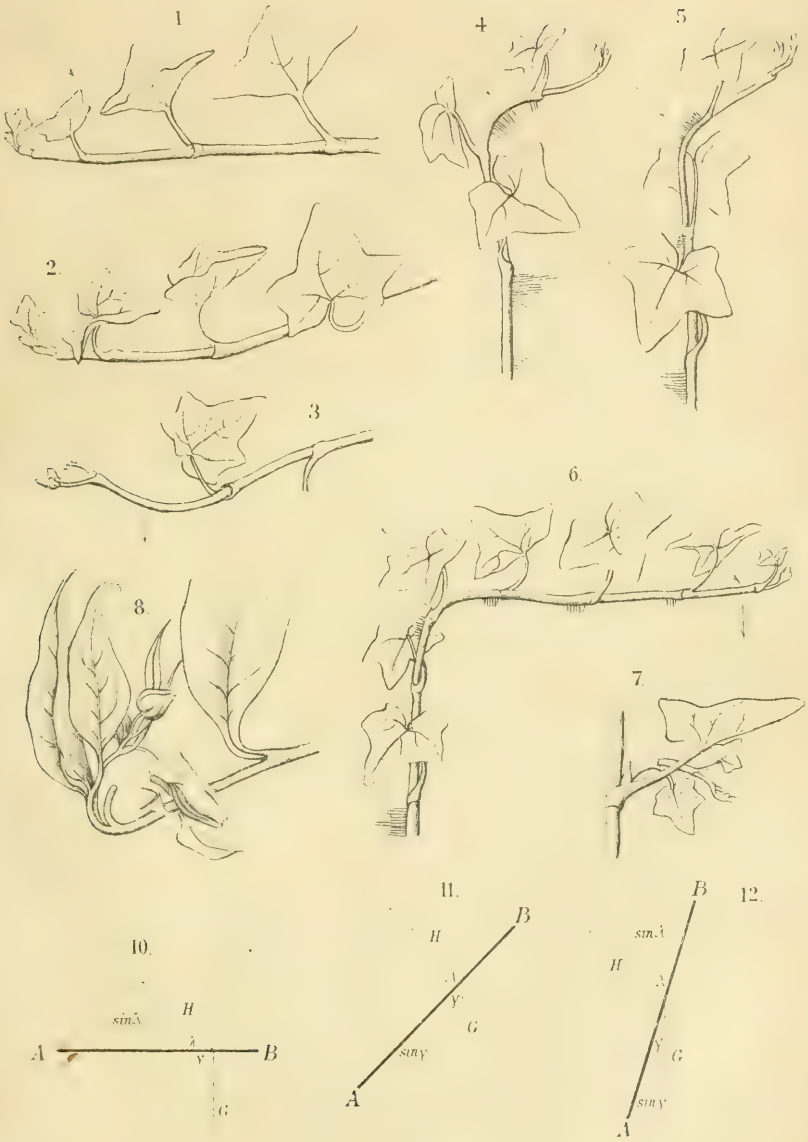

1
2.
3
4
5
6.
7.
8.
10.
sin λ
H
A
B
γ
G
11.
H
B
λ
γ
G
sin γ
A
12.
B
sin λ
H
λ
γ
G
sin γ
A

Fig. 1.

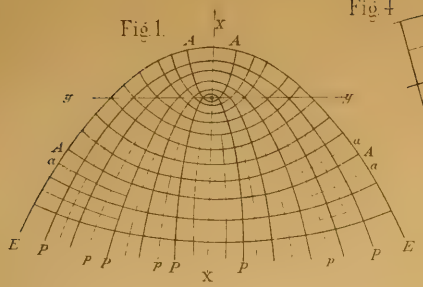


Fig. 4

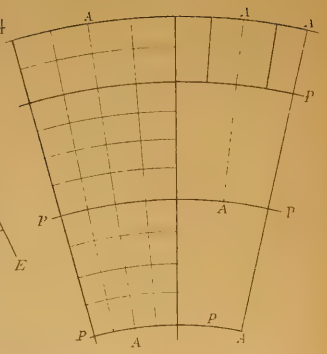


Fig. 7

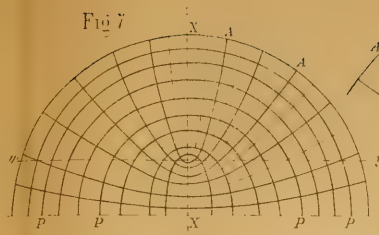


Fig. 8

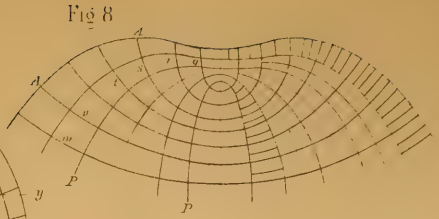


Fig. 2

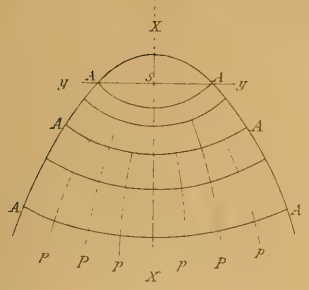


Fig. 5

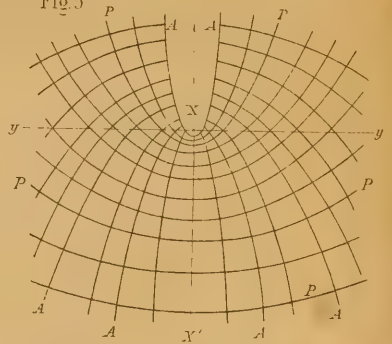


Fig. 9

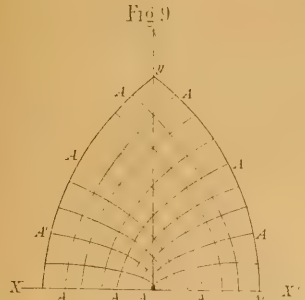


Fig. 11.

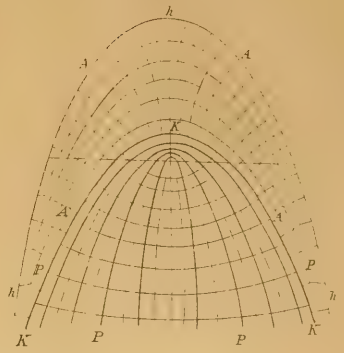


Fig. 3

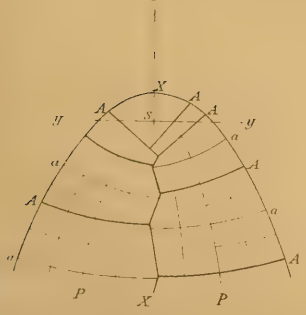


Fig. 6

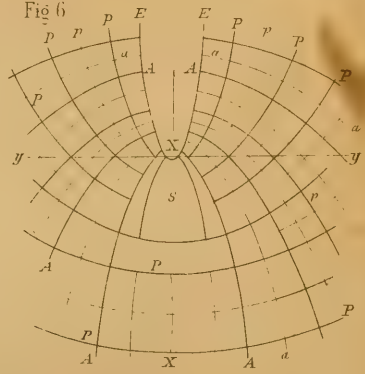


Fig. 10.

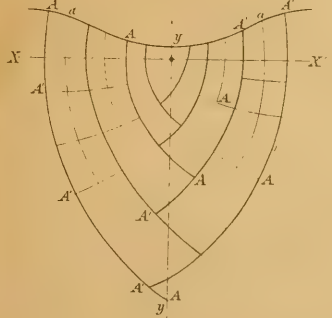


Fig. 12

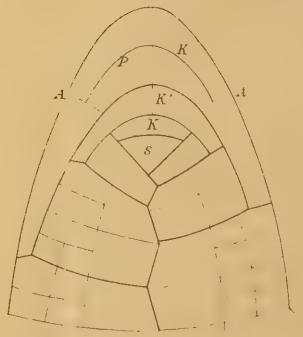


Fig 1.

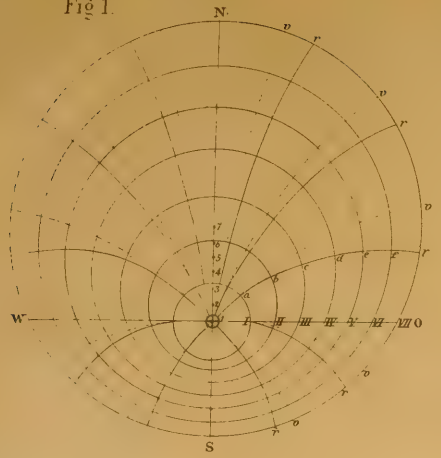


Fig 2.

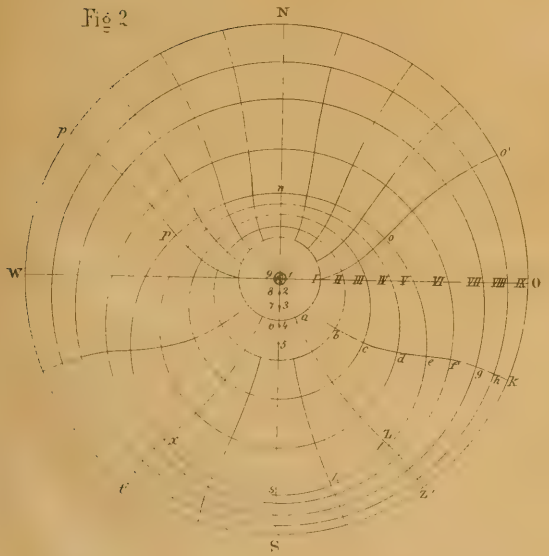


Fig 4.

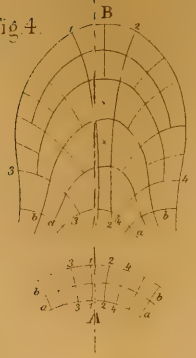


Fig 3.

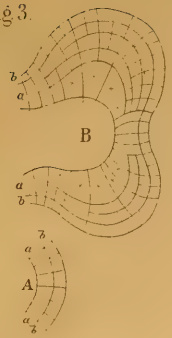


Fig 7.

Fig 8.

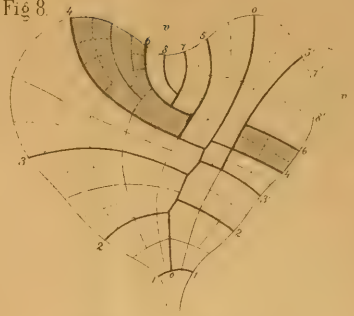


Fig 5

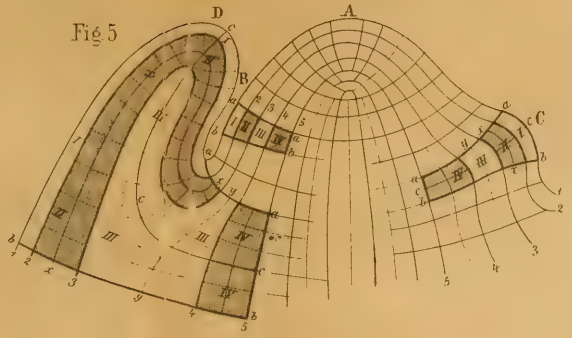


Fig 9.

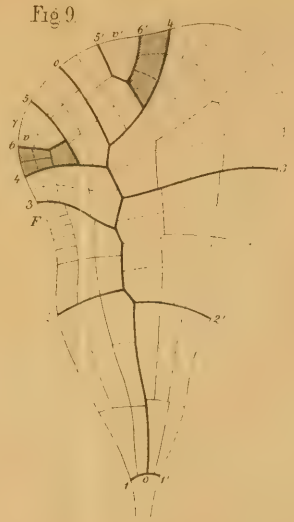
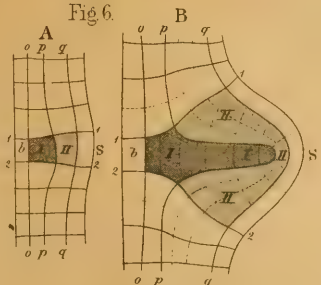


Fig 6.



Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz Würzburg